

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE  
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL  
DE LA  
RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE C

ANNALES  
DES ÉPIPHYTIES

PATHOLOGIE VÉGÉTALE - ZOOLOGIE AGRICOLE  
PHYTOPHARMACIE



INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

7, rue Kepler - Paris





## AVIS AUX LECTEURS

---

Des changements importants ont été apportés à la parution des Annales.

I. **Série A. — ANNALES AGRONOMIQUES.** — Les Annales Agronomiques ont comporté en 1957 huit fascicules dont 6 consacrés à l'Agronomie générale (science du sol, fertilisation) sous couverture crème et deux à la Physiologie végétale sous couverture bleue. La même formule est retenue pour 1958. A partir de 1959, les Annales de Physiologie Végétale constitueront une série distincte : la série comprendra 6 fascicules sous couverture crème numérotés de 1 à 6 pour l'Agronomie générale et 2 annexes pour la Physiologie Végétale sous couverture bleue numérotées I et II.

**Série C bis. — ANNALES DE L'ABEILLE.** — Sous ce titre est créée une nouvelle série consacrée à l'Apiculture, destinée à publier les travaux scientifiques et techniques accomplis à la Station de recherches apicoles de BURES-SUR-YVETTE et à son annexe la Station expérimentale d'Apiculture de MONTFAVET. Elle est également ouverte aux chercheurs français et étrangers qui désirent y exposer leurs travaux.

II. **Fascicules Hors Série.** — Des fascicules consacrés à un même sujet sont prévus en cours d'année. Les lecteurs des Annales, abonnés ou non, pourront se procurer ces différents fascicules contre la somme de 650 Fr. franco chaque.

### DÉJA PARUS :

**Série C. — LEGAY : La prise de nourriture chez le ver à soie.**

**Série C. — SCHVESTER : Contribution à l'étude écologique des coléoptères scolytides.**

**Série E. — BOURDET : Les constituants puriques et pyrimidiques des levures et la dégradation autolytique de l'acide ribonucléique.**

---

Les commandes d'ouvrages doivent être adressées au Régisseur des publications, 149, rue de Grenelle, Paris-VII<sup>e</sup>.

Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications, par virement postal, à son compte courant : Paris 9064-43 ou par bons U. N. E. S. C. O.



## OBTENTION DE SÉRUMS POLYVALENTS POUR LA DÉTECTION DES VIRUS DE LA POMME DE TERRE

PAR

**Mlle H. AUGIER de MONTGREMIER**

avec la collaboration technique de **Mme E. Montespan.**

Station Centrale de Pathologie Végétale, Versailles.

---

### INTRODUCTION

En France, les virus qui affectent la Pomme de terre, et dont l'identité est connue sont actuellement au nombre de six : ce sont les virus X, Y, S, M, A et le virus de l'enroulement. Le sélectionneur de plants de Pomme de terre tente de les éliminer progressivement de l'ensemble des variétés soumises à la sélection sanitaire.

On a préparé des immunsérums actifs correspondant aux quatre premiers virus : X, Y, S, M. Ils sont utilisés couramment dans les laboratoires de sérologie — jusqu'ici les sérums anti-A se sont montrés impropres à la détection de ce virus chez la Pomme de terre, et toute tentative de préparation d'un immunsérum avec le virus de l'enroulement est demeurée vaine.

L'emploi des sérums polyvalents présente un grand intérêt pour le sélectionneur de plants. Il réduit notablement le nombre des épreuves sérologiques. Leur utilisation ne permet évidemment pas de connaître l'identité des virus décelés, mais il suffit bien souvent de savoir si le matériel est infecté ou non.

L'emploi combiné de sérum polyvalent avec des sérums monovalents permet néanmoins d'identifier les virus et d'évaluer le pourcentage d'infection dans une variété. Il suffit de reprendre l'examen avec des sérums monovalents des plantes ou des tubercules qui ont réagi positivement.

Habituellement, on prépare les sérums bivalents en effectuant des injections alternées de chacun des virus au même Lapin. L'inconvénient de cette méthode est que l'on observe très souvent une compétition entre les antigènes. Si un antigène puissant comme le virus X est injecté à un Lapin, en même temps qu'un antigène plus faible comme le virus Y ou S,

l'animal peut réagir très faiblement, ou même pas du tout, à l'introduction du deuxième virus, surtout si ce dernier est inoculé en plus petite quantité.

Récemment nous avons préparé par la méthode habituelle un sérum bivalent X + S. L'activité de l'immunsérum à l'égard du virus S était nulle. De meilleurs résultats avaient été obtenus antérieurement avec les virus X et Y. Néanmoins on observe très souvent chez les sérums bivalents X + Y, un déséquilibre de la proportion relative des anticorps en faveur de ceux qui correspondent à l'antigène le plus fort.

Toutes ces raisons nous ont conduit à essayer une nouvelle méthode de préparation des sérums polyvalents. En mélangeant des immunsérums préparés à partir d'un seul antigène-virus, on pouvait espérer obtenir des sérums polyvalents mieux équilibrés. Du point de vue théorique, il est parfaitement admissible que des sérums prélevés à partir du sang des animaux de même espèce soient mélangés. Il ne devrait pas y avoir d'incompatibilité d'ordre chimique. S'il se produisait un louche on l'éliminerait par centrifugation après avoir laissé reposer le mélange 48 h au frigidaire.

## I. — PRÉPARATION DES SÉRUMS POLYVALENTS

### DÉTERMINATION DE LA DILUTION D'USAGE.

On choisit tout d'abord dans la gamme d'immunsérums dont on dispose des sérums puissants mais pauvres en anticorps anti-protéines normales. On peut en effet supposer à priori que les sérums étant dilués l'un par l'autre dans le mélange, il est plus intéressant d'utiliser des sérums faiblement anti-protéines normales, de manière à fixer une dilution d'usage peu élevée.

Nous avons essayé diverses formules de mélanges en utilisant soit des sérums bruts soit des sérums dilués.

#### A. — Utilisation des sérums bruts.

On peut mélanger des volumes égaux de sérums bruts, ou ajouter une quantité plus importante de l'immunsérum du virus le moins antigénique.

Nous avons ainsi préparé :

Mélange (1) : 1 vol. sérum anti X + 1 vol. sérum anti Y.

Mélange (2) : 1 vol. sérum anti X + 3 vol. sérum anti Y.

Mélange (3) : 1 vol. sérum anti X + 3 vol. sérum anti Y. + 1 vol. sérum anti M.

Si l'on veut utiliser ces sérums mixtes pour la détection des virus, il faut nécessairement les diluer pour éliminer l'interférence des protéines normales. Lorsqu'on mélange des immunsérums préparés à partir de la même plante, la quantité totale d'anticorps anti-protéines normales



s'accroît, et leur concentration dans le mélange intervient dans la détermination de la dilution d'usage.

L'étude de l'activité du mélange (1) (1 volume S. a X 19-56 brut + 1 volume S. a Y 19-55 brut) nous permet de déterminer la dilution d'usage et de faire certaines observations.

**a) Étude comparée de l'activité protéines normales de chacun des sérums et du mélange.**

**1<sup>o</sup> Sérum anti X. 19-56 brut.**

Dilutions de sérum anti : X 19-56.	Dilutions de jus de Tabac sain.						
	P	1/2	1/5	1/10	1/20	1/40	1/80
P .....	+++	++	++	+	+	+	—
1/2 .....	++	++	++	+	+	—	—
1/5 .....	++	++	+	+	—	—	—
1/10 .....	—	—	+	+	—	—	—
1/20 .....	—	—	—	—	—	—	—

**2<sup>o</sup> Sérum anti Y. 19-55 brut.**

Dilutions de sérum anti : Y 19-55.	Dilutions de jus de Tabac sain.						
	P	1/2	1/5	1/10	1/20	1/40	1/80
P .....	++	++	++	++	+	—	—
1/2 .....	++	++	++	++	+	—	—
1/5 .....	+	+	+	+	+	—	—
1/10 .....	+	ε+	—	ε	—	—	—
1/20 .....	—	—	—	—	—	—	—

**3<sup>o</sup> Sérum anti X. 19-56 + Sérum anti Y 19-55 (mélange à parties égales).**

Dilutions de sérum X + Y.	Dilutions du même jus de Tabac sain.						
	P	1/2	1/5	1/10	1/20	1/40	1/80
P .....	+++	++	++	+	+	—	—
1/2 .....	++	++	++	+	—	—	—
1/5 .....	+	+	+	+	—	—	—
1/10 .....	ε+	—	ε+	+	—	—	—
1/20 .....	—	—	—	—	—	—	—



On constate que l'activité protéines normales du sérum mixte est comparable à celle de chacun des sérums purs. La dilution d'usage devra être supérieure au  $1/10^e$ .

**b) Étude comparée de l'activité virus de chacun des sérums, et du mélange.**

Il était intéressant d'établir une courbe complète de l'activité des sérums purs ou mélangés vis-à-vis des virus X et Y. Il faut en effet noter que les immunosérums dans le mélange sont dilués respectivement l'un par l'autre au  $1/2$ .

D'autre part la dilution d'emploi doit correspondre à une avidité au moins égale à  $1/80$ .

TABLEAU I

*Comparaison entre l'activité d'un sérum anti X simple  
et d'un sérum mixte anti X + Y.*

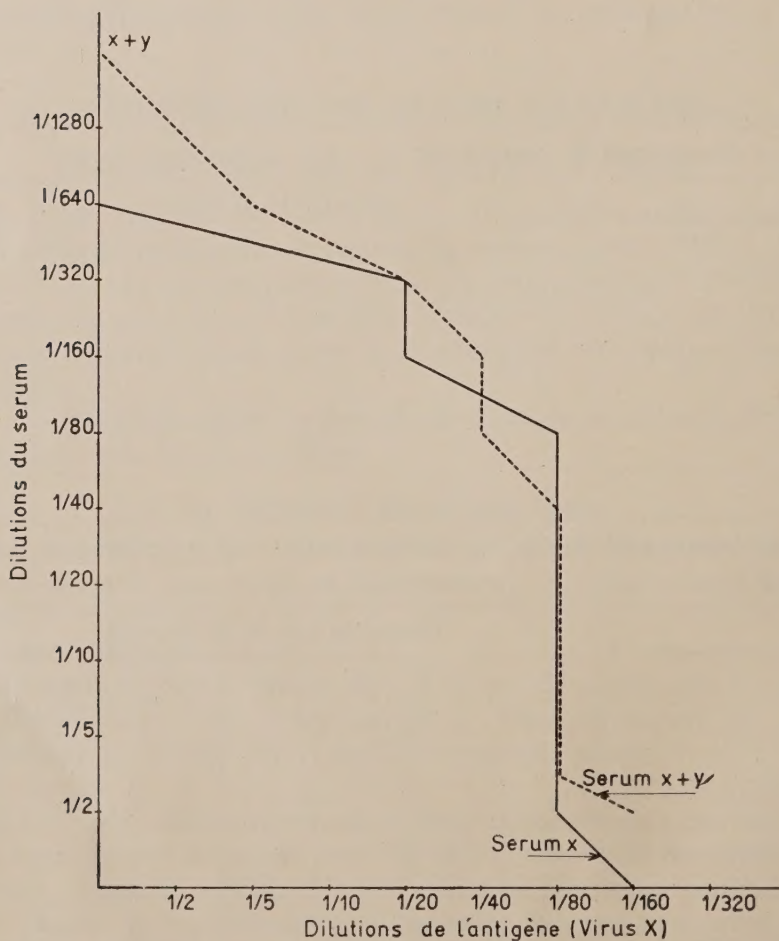
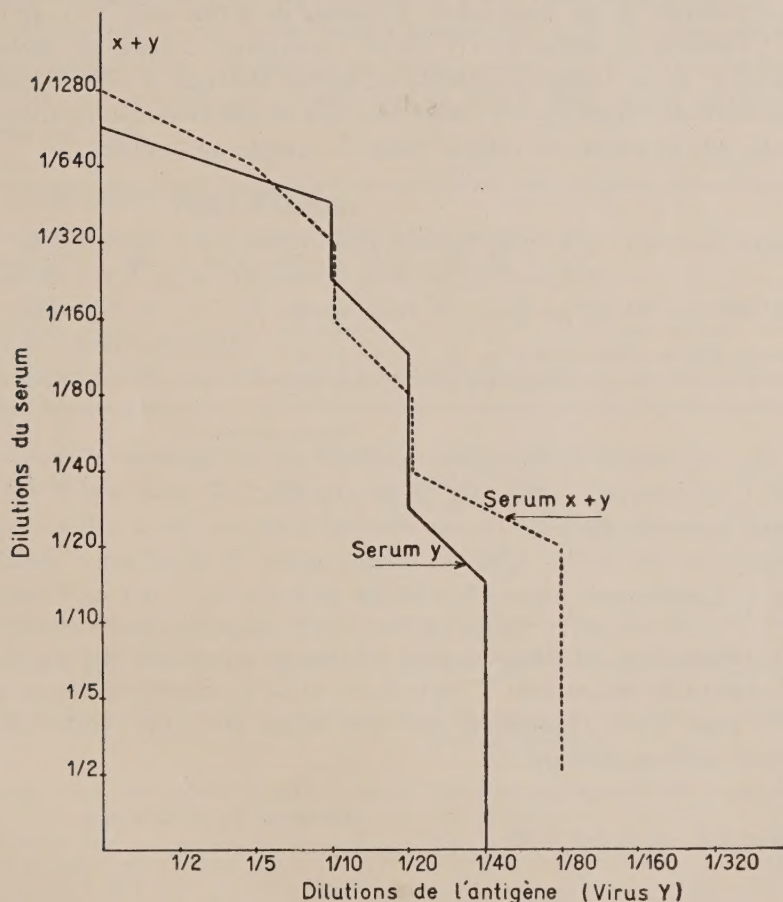




TABLEAU II

*Comparaison entre l'activité d'un sérum anti Y simple  
et d'un sérum mixte anti X + Y.*



Dans les tableaux I et II, nous avons réuni par des courbes, les limites de dilution d'une préparation de virus en présence d'une gamme de dilutions d'immunsérum simple ou mélangé. On constate à la lecture de ces graphiques, que l'avidité du sérum mélangé n'est pas en régression, au contraire. Pour certaines dilutions, elle a une valeur deux fois plus grande.

Cette augmentation de l'avidité, et l'effet de renforcement des sérums l'un par l'autre ont été de nouveau mis en évidence par l'étude des mélanges (2) et (3). Il se traduit notamment par une augmentation de l'intensité de la précipitation.

L'effet de dilution des immunsérums les uns par les autres, inévi-



table dans un mélange, pouvait constituer un obstacle à l'utilisation pratique de ce nouveau mode de préparation des sérums polyvalents. Il nous est apparu que cet effet se trouvait ici heureusement compensé par un phénomène de renforcement.

Le mélange (2) est composé de 1 volume de sérum anti X 19-47 brut et de 3 volumes de sérum anti Y 19-50. La dilution d'usage du mélange est de 1/15<sup>e</sup>. Si on compare l'avidité du sérum mélangé et celle du sérum pur vis-à-vis des virus X et Y, pour des taux de dilution comparables, on constate que la valeur de celle-ci varie du simple au double.

	Dilutions de virus Y.							
	P	1/2	1/5	1/10	1/20	1/40	1/80	1/160
Mélange (2) X + 3 Y au 1/15 <sup>e</sup>	++	+	+	+	+	—	—	—
S. a Y 19-50 dilué au 1/20 <sup>e</sup> ..	++	+	+	ε	—	—	—	—

	Dilutions de virus X.							
	P	1/2	1/5	1/10	1/20	1/40	1/80	1/160
Mélange (2) X + 3 Y dilué au 1/15 <sup>e</sup> .....	++	++	++	+	+	+	+	—
S a X 19-47 dilué au 1/60 <sup>e</sup> ..	++	++	++	+	+	ε	—	—

Le mélange (3) est composé de 1 volume de sérum anti X 19-47 brut, de 3 volumes de sérum anti Y 19-50 brut, et de 1 volume de sérum anti M 57-8 brut. Pour l'emploi il doit être dilué au 1/15<sup>e</sup>, ainsi que le montre le tableau suivant :

Dilutions de S. anti X + Y + M.	Dilutions de jus de Tabac sain.						
	P	1/2	1/5	1/10	1/20	1/40	1/80
P .....	++	++	++	++	++	+	—
1/2 .....	+	++	++	++	++	+	—
1/5 .....	ε +	—	+	++	+	+	—
1/10 .....	—	—	ε +	ε +	+	+	—
1/15 .....	—	—	—	—	—	—	—

Le sérum anti M 57-8 a été préparé à partir de Pomme de terre, mais dans le mélange, il ne donne aucune réaction avec du jus de Pomme de terre saine, à la dilution 1/15<sup>e</sup>. L'avidité de ce sérum trivalent est de 1/80, pour la dilution 1/15, vis-à-vis des virus X, Y et M. On peut donc l'utiliser dans la pratique courante.



## B. — Utilisation des sérums dilués.

On peut très bien mélanger en parties égales des immunsérums préalablement dilués au taux correspondant à leur dilution d'usage. Ce mode de préparation aurait l'avantage d'assurer une meilleure répartition des immunsérums dans le mélange en tenant compte de leur force respective. D'autre part le mélange n'a plus besoin d'être dilué pour l'emploi, il est utilisé tel quel.

Nous avons ainsi préparé :

Mélange (4) : 1 vol. sérum anti X 19-47 au 1/12<sup>e</sup> + 1 vol. sérum anti Y 19-50 au 1/10<sup>e</sup> + 1 vol. sérum anti M 57-8 au 1/5<sup>e</sup>.

Mélange (5) : 1 vol. sérum anti X 19-40 au 1/5<sup>e</sup> + 1 vol. sérum anti S 57-11 au 1/5<sup>e</sup>.

Mélange (6) : 1 vol. sérum anti X 19-40 au 1/5<sup>e</sup> + 1 vol. sérum anti S 57-12 au 1/4.

Pour le mélange (4) les dilutions indiquées correspondent aux dilutions d'usage. Pour les mélanges (5) et (6), elles correspondent à des valeurs doubles. Dans ces deux derniers cas, en effet, les sérums n'étant pas préparés à partir de la même plante, ils sont tout à fait autonomes et amenés l'un par l'autre à leur dilution d'emploi respective.

Nous avons comparé l'activité du sérum trivalent X + Y + M (mélange (4)) avec celle des divers sérums qui ont servi à le préparer.

	Dilutions de virus X.								
	P	1/2	1/5	1/10	1/20	1/40	1/80	1/160	1/320
Mélange (4) pur.....	++	++	++	++	++	++	+	+	—
S a X 19-47 dilué au 1/12 <sup>e</sup> (dil. d'E.).....	++	++	++	++	++	+	+	+	—
S a X 19-47 dilué au 1/36 <sup>e</sup> .....	++	++	+	+	++	+	ε +	+	—

	Dilutions de virus Y.								
	P	1/2	1/5	1/10	1/20	1/40	1/80	1/160	1/320
Mélange (4) pur.....	++	++	+	+	+	—	—	—	—
S a Y 19-50 dilué au 1/10 <sup>e</sup> (dil. d'E.).....	++	++	+	+	+	—	—	—	—
S a Y 19-50 dilué au 1/30 <sup>e</sup> .....	++	++	+	+	ε +	—	—	—	—

	Dilutions de virus M.								
	P	1/2	1/5	1/10	1/20	1/40	1/80	1/160	1/320
Mélange (4) pur.....	++	++	+	+	+	+	±	—	—
S a M 57-8 dilué au 1/5 <sup>e</sup> (dil. d'E.) .....	++	++	++	+	+	+	+	—	—
S a M 57-8 dilué au 1/15 <sup>e</sup>	++	++	++	+	+	—	—	—	—

Dans le mélange (4), le sérum anti X brut est dilué au 1/36<sup>e</sup>, le sérum anti Y au 1/30<sup>e</sup> et le sérum anti M au 1/15<sup>e</sup>. On constate d'après les tableaux ci-dessus, que l'activité du sérum trivalent est aussi bonne que celle de chacun des sérums dilués pour l'emploi ou à un taux supérieur.

## II. — ÉTUDE DU RENFORCEMENT MUTUEL DES IMMUNSÉRUMS

Sans chercher à analyser pour l'instant de façon précise, les causes du renforcement de la réaction de précipitation, lorsqu'on utilise des sérums mixtes, nous avons voulu néanmoins vérifier plusieurs hypothèses, de façon à poursuivre ultérieurement nos recherches dans une voie déterminée.

Trois hypothèses de travail nous ont paru vraisemblables.

Tout d'abord les sérums mixtes renfermeraient plus de complément que les sérums simples. Le renforcement de la réaction pourrait encore être dû à d'autres éléments normaux du sérum. Enfin la présence d'un des anticorps pourrait favoriser l'action de l'autre.

### a) Rôle du complément.

On sait que le complément est inactivé par la chaleur lorsqu'on chauffe les sérums à 56° pendant une demi-heure, alors que les autres protéines du sérum résistent à cette température.

	Dilutions de virus X.							
	P	1/2	1/5	1/10	1/20	1/40	1/80	1/160
S a X + Y décomplémenté au 1/15 <sup>e</sup> .....	++++	++	++	+	+	±	—	—
S a X au 1/15 <sup>e</sup> non chauffé..	+++	++	++	+	+	±	—	—
S a X au 1/30 <sup>e</sup> non chauffé..	+++	++	++	+	±	—	—	—

Nous avons donc détruit le complément par la chaleur dans deux échantillons d'immunsérum, avant de les mélanger. Nous avons constaté,



d'une part que le complément n'est pas indispensable dans la réaction de précipitation, et d'autre part, que le phénomène de renforcement se reproduisait de la même manière avec des sérums pourvus ou non de complément.

Donc le complément n'intervient pas.

### b) Rôle des constituants normaux du sérum.

Nous avons comparé l'action comme diluant, du sérum physiologique, du sérum normal (frais ou vieux), d'un immunsérum (anti Y, ou anti MT) sur un sérum anti X brut décomplémenté. Dans tous les cas, le sérum anti X est dilué au 1/15<sup>e</sup>.

Nous avons réalisé les deux essais suivants :

#### Essai I.

Sérum anti X pur 19-47 décomplémenté.  
Sérum anti Y 19-50 décomplémenté au 1/10<sup>e</sup>.  
Sérum normal vieux au 1/10<sup>e</sup>.  
Sérum physiologique.

- 1) 1 goutte S a X + 14 g. S N 1/10<sup>e</sup>.
- 2) 1 goutte S a X + 10 g. S N 1/10<sup>e</sup> + 4 g. S.  $\varphi$
- 3) 1 goutte S a X + 6 g. S N 1/10<sup>e</sup> + 8 g. S.  $\varphi$
- 4) 1 goutte S a X + 2 g. S N 1/10<sup>e</sup> + 12 g. S.  $\varphi$
- 5) 1 goutte S a X + 14 g. S.  $\varphi$
- 6) 1 goutte S a X + 14 g. S a Y au 1/10<sup>e</sup>
- 7) 1 goutte S a X + 10 g. S a Y au 1/10<sup>e</sup> + 4 g. S  $\varphi$
- 8) 1 goutte S a X + 6 g. S a Y au 1/10<sup>e</sup> + 8 g. S  $\varphi$
- 9) 1 goutte S a X + 2 g. S a Y au 1/10<sup>e</sup> + 12 g. S  $\varphi$

Dilutions de virus X.

	P	1/2	1/5	1/10	1/20	1/40	1/80	1/160
1 .....	+++	+++	++	++	+	±	—	—
2 .....	+++	+++	++	++	+	+	—	—
3 .....	+++	+++	++	++	+	+	—	—
4 .....	+++	+++	++	++	+	+	—	—
5 .....	+++	++++	++	+	+	+	—	—
6 .....	++++	++++	++	++	±	±	±	—
7 .....	++++	++++	+++	++	+	+	+	—
8 .....	+++	++	++	++	+	+	±	—
9 .....	+++	+++	++	+	+	±	±?	—

*Essai II.*

Sérum a X 19-47 décomplémenté pur.

Sérum anti M T 19-58 décomplémenté au  $1/10^e$ Sérum normal vieux décomplémenté au  $1/10^e$ 

Sérum physiologique

- 1) 1 goutte S a X + 14 g. S N  $1/10^e$
- 2) 1 goutte S a X + 10 g. S N  $1/10^e$  + 4 g. S  $\varphi$
- 3) 1 goutte S a X + 6 g. S N  $1/10^e$  + 8 g. S  $\varphi$
- 4) 1 goutte S a X + 2 g. S N  $1/10^e$  + 12 g. S  $\varphi$
- 5) 1 goutte S a X + 14 g. S  $\varphi$
- 6) 1 goutte S a X + 14 g. S a M T  $1/10^e$
- 7) 1 goutte S a X + 10 g. S a M T  $1/10^e$  + 4 g. S  $\varphi$
- 8) 1 goutte S a X + 6 g. S a M T  $1/10^e$  + 8 g. S  $\varphi$
- 9) 1 goutte S a X + 2 g. S a M T  $1/10^e$  + 12 g. S  $\varphi$

Dilutions de virus X.								
	P	1/2	1/5	1/10	1/20	1/40	1/80	1/160
1 .....	++++	+++	++	++	+	+	—	—
2 .....	++++	++++	+++	++	++	$\varepsilon$	—	—
3 .....	++++	+++	+++	++	++	+	—	—
4 .....	++++	+++	++	++	++	+	—	—
5 .....	++++	+++	++	++	+	+	—	—
6 .....	++++	+++	+++	++	+	+	$\varepsilon$	—
7 .....	++++	++++	+++	++	+	+	$\varepsilon$	—
8 .....	++++	++++	++	+++	++	+	$\varepsilon$	—
9 .....	++++	++++	++	++	+	$\varepsilon$	—	—

D'après les résultats de ces essais, il semble que les sérums anti Y et anti MT renforcent la réaction de précipitation du virus X par son immun-sérum, en mettant en œuvre une propriété qui ne peut être attribuée à un sérum normal. Dans ces essais on compare en effet des dilutions semblables de sérum normal et de sérum anti Y ou MT, et on trouve toujours une différence en faveur du sérum Y ou MT sauf à des concentrations trop faibles.

Il est possible que la présence d'un des anticorps favorise l'action de l'autre ou que le précipité antigène-anticorps soit renforcé par une substance différente de l'anticorps spécifique mais spéciale à l'immunsérum. Ces hypothèses demandent à être vérifiées et une analyse plus détaillée des phénomènes est en cours d'étude.



## CONCLUSION

Bien que nous ayons limité l'expérimentation de ce nouveau mode de préparation des sérums polyvalents à des virus de la Pomme de terre, nous pensons qu'il pourrait également être applicable à la détection des virus affectant d'autres plantes. La propriété de renforcement mutuel des immunsérums, que nous venons de mettre en évidence, compense l'effet inévitable de dilution dans un mélange et permet l'emploi des sérums mixtes pour les épreuves en série dans la pratique courante.

*Reçu pour publication le 19 mars 1958.*

---





RECHERCHES SUR LES MIGRATIONS  
DU HANNETON COMMUN  
(*MELOLONTHA MELOLONTHA* L.)

PAR

A. COUTURIER et P. ROBERT

Station de Zoologie agricole,  
Centre de Recherches agronomiques d'Alsace, Colmar.

---

PLAN DU MÉMOIRE

- I. — **Maintien de la direction de vol.**
  - Migration de ponte.
    - Dépaysements dans l'espace.
    - Dépaysements dans le temps.
  - Migration après ponte.
  - Migration préalimentaire.
- II. — **Déterminisme de la direction des migrations.**
  - Migration de ponte.
  - Migration après ponte.
  - Influence des vols secondaires.
- III. — **Caractères du premier envol** (vol primaire).
  - Vol primaire préalimentaire.
  - Vol primaire de femelles déjà alimentées.
- IV. — **Influence de quelques facteurs externes.**
  - Environnement.
  - Rythme de l'éclairement.
  - Froid.
  - Narcose.
- V. — **Les repères cosmiques.**
  - Le soleil.
  - Le ciel.
  - Rythme d'activité.
- VI. — **Conclusions.**
  - Modalités d'expression de la faculté d'orientation.
  - Conséquences éthologiques.

Les imagos du Hanneton commun *Melolontha melolontha* L., formés dès le mois d'août, subissent d'abord une diapause. Ils apparaissent seulement au printemps suivant lorsque les conditions extérieures deviennent favorables. Ils présentent alors une activité presque exclusivement aérienne, soumise étroitement au rythme nycthéméral.

Les insectes marchent peu, selon leur état physiologique, ils cherchent à prendre l'air ou à s'enfoncer dans le sol. Hors de terre leur vie est marquée surtout par des *migrations* (que nous appelons aussi vols principaux) dont nous avons mis en évidence le caractère stéréotypé (A. COUTURIER et P. ROBERT, 1955-56 et 57). Les vols se produisent durant les belles matinées et le soir au crépuscule. Pendant les autres heures du jour les insectes peuvent s'alimenter, mais ils s'envolent rarement.

Dans le courant du mois d'avril ou au début de mai, selon les années, les immatures des deux sexes montent à la surface du sol et prennent le départ pour la *migration préalimentaire*. Ils se dirigent vers un site *préféréntiel* (ou site attractif) qui est le même pour tous les individus provenant d'un même endroit et vers lequel se concentre l'ensemble de la population, il s'agit généralement d'une lisière se détachant bien sur l'horizon. (A. COUTURIER et P. ROBERT, 1951-1952). Peu après F. SCHNEIDER (1952) confirmait ces résultats en précisant que ce site est constitué par la silhouette vue sous le plus grand angle (hypso-tactisme).

Ces vols s'observent surtout au crépuscule, après le coucher du soleil, et parfois dans le courant de la matinée.

Après 10 à 15 jours d'alimentation, les femelles dont l'ovogenèse est terminée s'éloignent de la forêt en des trajectoires parallèles à celles des vols préalimentaires, mais en sens opposé (6-7). Leur ligne de vol est rectiligne sur une grande longueur, qui peut varier de 200 à 2 000 mètres environ de la lisière, selon les individus et selon les localités. Puis elles changent d'allure et divaguent à 0,50 m du sol pour choisir un lieu de ponte. Ces *migrations de ponte* sont généralement crépusculaires.

Les femelles, après être restées quelques jours dans le sol auxquelles ont confié leurs œufs, sortent de terre et retournent en forêt en des trajectoires parallèles à celles des vols préalimentaires et de même sens (7-8). Les *migrations après ponte* se produisent au crépuscule et pendant les belles matinées.

Notre attention avait été attirée tout d'abord par le fait que les femelles pondeuses « conservent leur direction dans le même plan vertical même si elles abordent un site défavorable (écran de fumée blanchâtre), ou si les ensembles boisés dont elles s'éloignent ne sont plus visibles (nuage de fumée artificielle)... Les mères poursuivent ainsi leur course sans tenir compte de l'endroit où elles se rendent. » (4-7).

De nouvelles recherches avaient été effectuées au printemps 1955 aux environs de Wissembourg (Bas-Rhin)(6), en 1956 à Rouffach (Haut-



Rhin) (8) et en 1957 près de Genlis dans la région de Dijon (Côte-d'Or) (11) (1).

Le site de Wissembourg (Oberhof — commune de HUNSPACH) présente un relief mollement accidenté. Les prés et les champs, où se développent les Vers blancs, s'étendent sur les pentes d'un petit vallon,

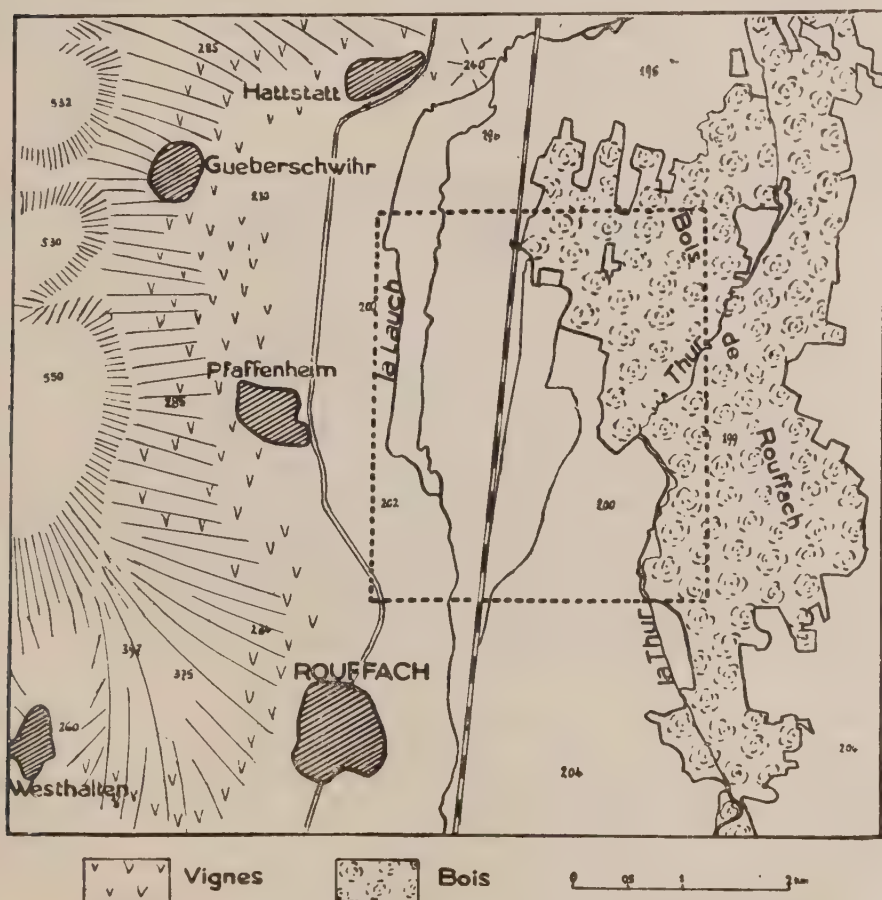


FIG. 1. — Le foyer de Rouffach est constitué par une grande prairie, limitée à l'est par un important massif forestier. A l'ouest les collines sous-vosgiennes (300 m), puis la montagne qui s'élève jusqu'à 500 m.

drainé par un ruisseau. La forêt de Schoenenbourg dont un angle constitue un site préférentiel s'étend sur la crête ouest de ce vallon. Les expériences ont porté sur des femelles capturées pendant la migration de ponte et

(1) Un très grand nombre d'expériences ont été effectuées dans des conditions souvent difficiles grâce au concours de MM. F. ANTOINE et P. BLAISINGER, agents techniques principaux. Nous donnons le détail de quelques-unes prises comme exemple (en les affectant d'un numéro d'ordre au fur et à mesure de leur présentation), en vue de compléter nos notes préliminaires de prises de date (6, 8, 9, 10, 11).

En général, les directions suivies par les Hannetons sont prises en considération à partir d'un parcours d'une centaine de mètres au minimum.

pendant la migration après le dépôt des œufs. Elles ont souvent été contrariées par le mauvais temps (pluie, vent).

Le foyer de Rouffach est situé dans la grande plaine d'Alsace. Il comprend une prairie de 400 à 500 hectares, limitée à l'est par un important massif forestier qui présente en ce lieu une lisière de 4 km avec de fortes indentations (fig. 1). Le relief n'est marqué par aucun accident. L'ensemble est presque rigoureusement horizontal (P. ROBERT, 1953). En 1956 le mois de mai, exceptionnellement beau et régulier, a permis de mener à bien toute une série d'expériences.

Les résultats acquis précédemment ont été vérifiés et complétés à Genlis au printemps 1957 <sup>(1)</sup>.

## I. — MAINTIEN DE LA DIRECTION DE VOL

Les bêtes sont capturées au cours des migrations à une certaine distance de la lisière (100 à 250 m) ; elles sont prises délicatement en vol avec des filets tendus sur des cadres circulaires de 70 cm de diamètre (fig. 2), puis elles sont soumises à diverses épreuves. Certaines sont lâchées immédiatement après la capture soit dans le site d'origine, soit dans une enceinte, soit dans un site inconnu ; au cours de ces expériences il y a seulement *dépaysement dans l'espace*. D'autres femelles sont conservées dans des cages pendant un ou plusieurs jours, puis libérées un matin dans le site d'origine, ou dans un site inconnu ; ces insectes subissent un *dépaysement dans le temps*.

### A. — MIGRATION DE PONTE

A Wissembourg les pondeuses quittent la forêt selon deux directions. Les unes vont vers l'E-NE, les autres vers le S-SE. A Rouffach les mères présentent une orientation unique vers l'W (fig. 1). Les bêtes sont prises le soir en plein vol à 200 et 250 m de la lisière.

#### Dépaysements dans l'espace.

##### Lâchers sur le lieu de capture.

Les premières expériences ont eu lieu en 1955 dans le site de Wissembourg. Au crépuscule, des pondeuses, allant dans les deux directions défi-

<sup>(1)</sup> Pour éviter des malentendus, nous croyons utile de rappeler ou de préciser la valeur de certains termes.

En 1951 (3) nous avons distingué deux types de foyers à Hannetons, cette classification a été vérifiée par de nombreuses observations : un *foyer simple* est « un milieu naturel susceptible de permettre à lui seul le développement permanent d'une population indépendante de *Melolontha*. Ce milieu comprend un ensemble géographique essentiellement constitué par un groupement de feuillus avec les cultures attenantes dont la surface est limitée par la faculté de dispersion des femelles pondeuses (au plus 3 km). Son étendue restera donc faible. Il doit en outre être assez éloigné d'autres foyers pour évoluer pour son propre compte ».

Pour la seconde catégorie, nous pouvons donner d'autres précisions ; un foyer sera dit *multiple* lorsqu'il comprendra des massifs forestiers assez proches pour permettre le mélange de leurs populations respectives au cours des vols et d'un cycle à l'autre.

nies plus haut, sont arrêtées et aussitôt remises en liberté sur le filet de capture. Les bêtes s'envolent rapidement et reprennent immédiatement, en l'air, leur ligne de vol ; celles qui allaient vers l'E-NE repartent dans cette direction, les autres, orientées vers le S-SE, s'envolent aussitôt de même.

Posé, le Hanneton ne s'oriente pas ; il recherche une petite éminence qui facilite son départ, puis il prend son essor quelles que soient l'orientation et l'inclinaison qui lui sont données sur le cadre de capture ; il retrouve immédiatement la direction d'origine faisant, s'il y a lieu, un brusque cro-



FIG. 2. — Enceinte circulaire opaque en drap noir (diamètre : 3 m ; hauteur : 2 m) et observateur muni d'un filet de capture. Rouffach 1956 (*Ph. Antoine*).

chet au moment de l'envol, mais sans effectuer au préalable de spires susceptibles d'être considérées comme une recherche ou une reconnaissance des lieux.

A Rouffach en 1956 les mêmes résultats ont été retrouvés. Toutes les pondeuses arrêtées au cours de leur trajectoire vers l'W en direction des prés reprennent chaque fois leur ligne de vol primitive.

#### **Lâchers dans une enceinte.**

Aussitôt après la capture, réalisée comme précédemment, les femelles sont placées au centre d'une enceinte circulaire à ciel ouvert, masquant les alentours et laissant voir le firmament.

Avant de prendre son vol, lorsque le Hanneton exécute les mouvements musculaires préparatoires ou « pumping », il cherche en même temps à se placer la tête en haut dans la situation la plus proche de la verticale ;



il grimpe sur des baguettes dressées à proximité (géocinèse ascensionnelle) et lève les pattes antérieures au hasard de tous les côtés. Au départ l'insecte est donc situé d'une manière quelconque par rapport aux quatre points cardinaux, il semble seulement éprouver le besoin de s'orienter lorsqu'il a pris son vol.

Une enceinte circulaire de petites dimensions (diamètre 1,40, hauteur 1 m) est divisée en deux par une cloison horizontale percée d'une ouverture centrale de 20 cm de diamètre. La chambre inférieure dite d'envol, de 40 cm de haut, est surmontée d'un espace ouvert vers le ciel, de 60 cm de haut, appelé chambre d'orientation. Une baguette placée au centre du dispositif précise le point de départ de l'insecte qui est obligé de prendre son essor lentement et de se trouver encore presque au centre à l'entrée de la deuxième chambre où il s'oriente aisément au lieu d'avoir tendance à s'échapper très vite hors de l'enceinte. Dans la chambre supérieure, le firmament est visible à partir de 22° au-dessus de l'horizon.

*Expérience 1, Wissembourg, 23 mai 1955.*

Température de l'air  $t = 9^{\circ}8$  à 19 h 47 ; vent nul ; ciel clair.

12 pondeuses allant vers l'E-NE sont mises en observation dans le dispositif, de suite après leur capture.

5 d'entre elles se dirigent vers l'E-NE à l'intérieur de l'enceinte : deux reprennent immédiatement leur ligne de vol au sortir du trou central (percé dans le plafond de la chambre d'envol), les trois autres dans la chambre d'orientation.

Une femelle part vers l'E-SE, une autre va à l'W, toujours dans l'appareil. (Il s'agit peut-être d'une bête ayant déjà pondu et capturée par erreur).

3 insectes reprennent leur trajectoire vers l'E-NE aussitôt après avoir quitté l'enceinte. 2 autres fixent aussi leur direction au dehors, respectivement vers l'E-SE et vers le S-SE.

*Expérience 2, Wissembourg, 24 mai 1955.*

8 pondeuses allant vers l'E-NE sont déposées dans le même dispositif.

1 bête cherche à s'enterrer immédiatement, 4 reprennent leur ligne de vol à l'intérieur de l'appareil.

Les 3 dernières s'orientent seulement au dehors.

*Expérience 3, Wissembourg, mai 1955.*

Diverses variantes ont été réalisées en plaçant au-dessus de l'enceinte soit un couvercle avec de larges échancrures aux quatre points cardinaux, soit un plafond présentant une ouverture en couronne dont la partie interne cache le zénith. Dans les deux cas les femelles s'enfuient par un point quelconque des ouvertures ; parvenues à l'extérieur elles s'orientent tout de suite et reprennent leur ligne de vol.

En 1956, pour faciliter les observations, il a été offert un plus grand espace aux insectes. Le nouvel appareil, fait de tissu noir opaque mesure

3 m de diamètre et 2 m de haut (fig. 2). De plus, après quelques essais, la séparation horizontale limitant les deux chambres est supprimée.

L'enceinte est placée à 250 m de la lisière ; à cette distance les Hannetons volant à l'intérieur ne peuvent pas percevoir les objets ayant une hauteur égale ou inférieure à 40 m, tant qu'ils sont à moins de 1,50 m au-

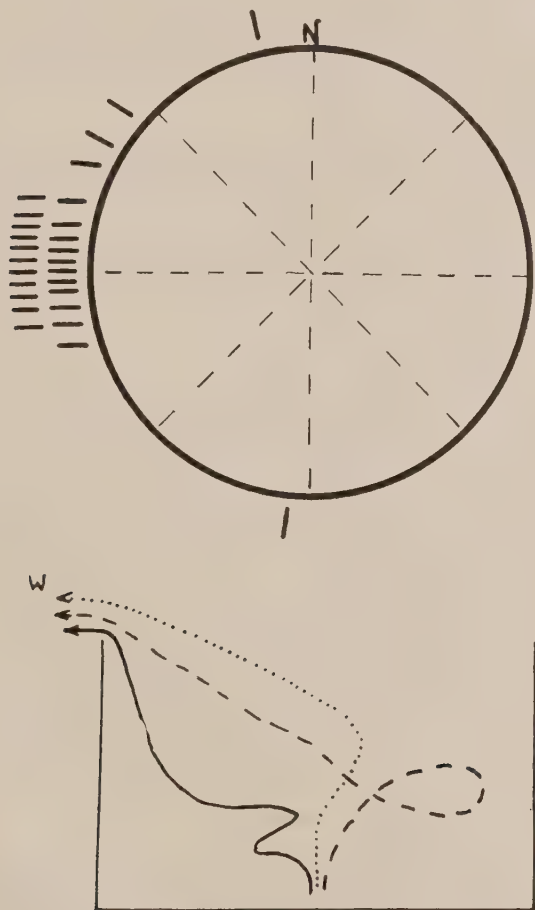


FIG. 3. — Orientation dans l'enceinte circulaire aussitôt après la capture. Les femelles pondeuses retrouvent leur direction sans voir le paysage environnant. — En bas : trajectoire observée à l'intérieur du dispositif (Rouffach 1956, exp. 4).

dessus du sol sur les bords du dispositif, ou à moins de 1,75 m en son milieu. Au départ le ciel, seul perceptible, est vu selon un cône de  $74^{\circ}$  d'ouverture ( $53^{\circ}$  au-dessus de l'horizon).

*Expérience 4*, Rouffach, 9 mai 1956 (fig. 3).

Pondeuses se dirigeant vers l'W entre 19 h 50 et 20 h 30.

Ciel clair ; nébulosité 1/10 ;  $t = 16^{\circ}4$  à 20 h.

Les bêtes sont placées aussitôt après leur capture sur une baguette d'envol posée à terre au centre du dispositif.

Sur 27 mises en expérience, 22 vont vers l'W., dans l'enceinte même. Ces bêtes s'orientent très rapidement, certaines sans faire de spires, d'autres en effectuant un petit zigzag, ou une spire unique. 3 pondeuses se dirigent dans l'appareil vers le NW, une est allée vers le N, une autre vers le S.

De nombreuses répétitions confirment ces résultats, elles montrent avec netteté que les pondeuses retrouvent leur direction à l'intérieur du dispositif avant de voir le paysage.

#### **Lâchers dans un site inconnu.**

Des mères capturées comme précédemment sont transportées rapidement en automobile dans un site inconnu. A Wissembourg certains lâchers ont lieu à 700 m de distance du point de capture dans des endroits découverts où les lisières de départ ne sont plus visibles. D'autres lots sont conduits dans une carrière située à 2 000 m.

*Expérience 5, Wissembourg, 23 mai 1955.*

Ciel clair,  $t = 9^{\text{h}}08$  à  $19^{\text{h}}55$ .

Femelles de direction E-NE. Transport, aussitôt après la capture, à 700 m sur le versant d'une colline couverte de cultures. L'espace, dans la direction suivie par les Hanneçons, est entièrement dégagé. Le site d'origine est caché, même lorsque les bêtes sont en vol. Lâcher à 20 h 15.

8 départs : 3 vers l'E, 1 vers l'E-SE, 4 au SE. L'orientation est prise très rapidement après l'envol, les bêtes n'effectuent pas de spires, elles partent directement dans la direction choisie.

*Expérience 6, Wissembourg, 24 mai 1955.*

Ciel clair sans nuages, vent léger du N ;  $t = 15^{\text{h}}08$  à  $19^{\text{h}}40$ .

Femelles de direction E-NE. Transport immédiat dans un site où le foyer d'origine est masqué. Une légère hauteur fait face à l'E. Lâcher à 20 h 30.

15 départs : 1 au NE, 2 vers le N-NE ; 7 vers l'E., 2 au S-SE et 3 au SE. Comme dans l'exp. 5 les bêtes reprennent leur ligne de vol sans tourner.

*Expérience 7, Wissembourg, 25 mai 1955.*

Ciel clair,  $t = 17^{\text{h}}0$  à  $19^{\text{h}}40$ .

Femelles de direction S-SE. Transport immédiat dans une carrière située près du village d'Ingolsheim, à 2 km du point de capture. Lâcher à 20 h 30.

La carrière présente un front abrupt haut de 8 à 10 m barrant l'horizon vers l'E. Les Hanneçons sont lâchés sur le sol au milieu, en un point où les parois cachent le ciel jusqu'à  $30^{\circ}$  vers le NE, l'E et le SE. L'entrée, vers l'W, est masquée par de petits robiniers seulement visibles sous un angle de  $10^{\circ}$  (fig. 4).

20 mères repartent immédiatement, sans faire de spires, dans les directions suivantes : 2 vers l'E-NE, 8 vers l'E, 6 vers le S-SE, 1 vers le SE, 3 vers le S. La plupart reprennent leur ligne de vol primitive et s'élèvent régulièrement pour passer au-dessus du mur de la carrière. 5 d'entre elles se dirigent vers cette paroi comme si elles ne la voyaient pas, arrivées à quelques centimètres de l'obstacle elles s'élèvent verticalement pour reprendre leur orientation au-dessus. Ce comportement rappelle celui observé devant un écran de fumée (4-7).



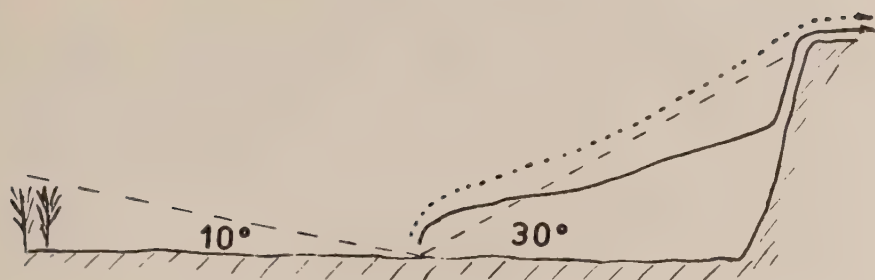
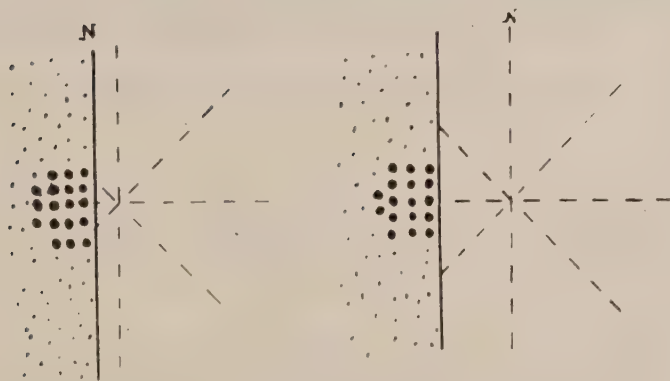


FIG. 4. — Dépaysement au fond de la carrière d'Ingolsheim (Bas-Rhin 1955). Le front de la carrière constitue un obstacle vers l'E (environ 30°). Un insecte est allé jusqu'à la paroi comme s'il ne la voyait pas.



Wissembourg (1955)



Rouffach (1956)

FIG. 5. — Maintien de la direction dans l'espace. Les femelles capturées au cours des vols de ponte et lâchées peu après dans un site inconnu partent dans leurs directions originelles. A Wissembourg, insectes des directions E-NE (*exp. 8*) et S-SE (*exp. 9*) libérés dans la carrière d'Ingolsheim. A Rouffach, femelles prises en direction W. Lâcher dans le site de dépaysement D à 40 m (*exp. 10*) et à 120 m (*exp. 11*) de la lisière.

*Expérience 8*, Wissembourg, 29 mai 1955 (fig. 5).

Ciel partiellement couvert, vent léger,  $t = 14^{\circ}$  à 19 h 45.

Femelles de direction E-NE. Transportées dans la carrière d'Ingolsheim. Lâcher à 20 h 15.

Comme dans l'exp. 7, 16 bêtes prennent très vite, soit de suite après l'envol, soit après un petit crochet, une direction voisine de celle qu'elles avaient au moment de la capture.

*Expérience 9*, Wissembourg, 29 mai 1955 (fig. 5).

Femelles orientées vers le S-SE et lâchées dans les mêmes conditions qu'en n°8. 13 repartent de la même façon, la plupart allant vers le S et le SE.

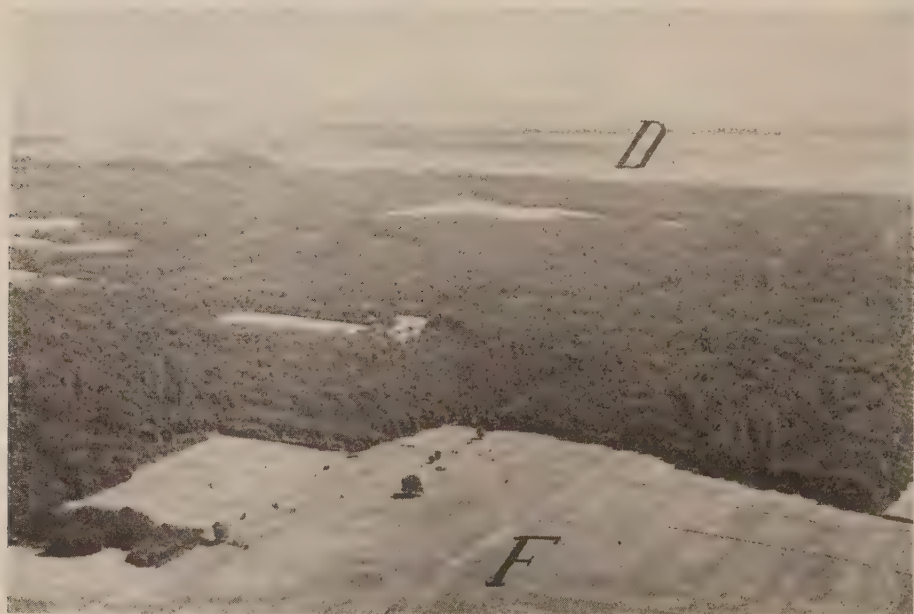


FIG. 6. — Vue aérienne du foyer de Rouffach. Les Hanneçons étaient capturés au cours des différentes migrations dans le foyer *F*. Un très grand nombre d'expériences de dépaysement ont été réalisées de l'autre côté de la forêt en *D* (Ph. Antoine).

A Wissembourg, l'étalement des directions prises après les lâchers est dû au fait que, lors de la capture, il est difficile de distinguer des trajectoires qui font entre elles des angles assez petits. Il y a bien deux directions principales (E-NE et S-SE), mais d'autres insectes adoptent des orientations intermédiaires.

A Rouffach, au contraire, les pondeuses quittent toutes la forêt vers l'W. Les expériences de dépaysement aussitôt après la capture datent de 1956. Les Hanneçons du foyer *F* sont transportés rapidement en automobile de l'autre côté de la forêt en *D* à 2 800 m de distance. Le nouveau paysage présente la particularité d'être symétrique du site d'origine, la lisière est orientée NS comme en *F* (fig. 6), mais elle barre l'horizon à l'W ; les cultures s'étendent très loin, à 4 à 5 km vers l'E.

*Expérience 10*, Rouffach, 9 mai 1956 (fig. 5).

Ciel clair ; nébulosité 1/10<sup>e</sup> ;  $t = 16^{\circ}4$ , à 20 h.

Pondeuses capturées à 250 m de la lisière en  $F$  pendant la migration de ponte se dirigeant vers l'W.

Transport de l'autre côté de la forêt en  $D$  et lâchées à 40 m de la lisière vers 20 h 15.

18 femelles s'envolent et reprennent leur trajectoire vers l'W, c'est-à-dire vers la forêt dont elles s'éloignaient dans le site d'origine. Elles partent soit directement, soit en effectuant à l'envol un zigzag ou une petite spire.

*Expérience 11*, Rouffach, 9 mai 1956 (fig. 5).

Femelles de même origine que *10*, transportées en même temps, mais lâchées à 120 m de la lisière en  $D$ .

17 partent, les résultats sont identiques à ceux de l'observation précédente : toutes les mères s'envolent rapidement vers l'W et pénètrent en forêt.

Le maintien de l'orientation amène les insectes vers la forêt, certains y pénètrent à basse altitude, d'autres arrivent à mi-hauteur des arbres et continuent leur trajectoire vers l'W entre les grandes cimes. D'autres, enfin, sont déjà très haut avant d'atteindre la lisière, ils restent à la hauteur des cimes aussi loin que l'observateur puisse les suivre.

### Dépaysements dans le temps.

Des femelles capturées à Wissembourg et à Rouffach pendant les migrations de ponte après le coucher du soleil, sont lâchées les jours suivants dans le courant de la matinée par beau temps, dans un site inconnu.

*Expérience 12*, Wissembourg, 25 mai 1955.

Femelles allant vers l'E-NE, capturées le 24 mai et conservées en cages grillagées pendant la nuit sous une tente légèrement ouverte pour permettre à la lumière du jour de pénétrer.

Lâcher le 25 mai à 11 h du matin dans un site inconnu, à 3 km du point de capture sur le flanc d'une colline. Le relief forme une large cuvette dégagée vers le NE et l'E ; dans toutes les autres directions le terrain s'élève légèrement. Un rideau d'arbres barre la vue à l'W.

Soleil légèrement voilé ;  $t = 18^{\circ}5$  à 10 h 50 ; vent léger du NE.

16 Hannetons prennent leur essor, 13 se dirigent entre l'E et le N, un vers le NW, un vers le S, un autre vers le SE. Quelques-uns partent directement mais la majorité effectue des spires ou des zigzags avant de prendre une ligne de vol orientée.

*Expérience 13*, Wissembourg, 26 mai 1955.

Pondeuses allant vers le S-SE arrêtées le 25 mai et conservées sous la tente légèrement ouverte.

Lâcher le 26 mai à 10 h 40 au même endroit que exp. 12.

Ciel clair ;  $t = 19^{\circ}9$  à 10 h 15 ; vent très faible.

Les 11 départs vont entre le S et l'E. Comme dans l'exp. 12, les bêtes effectuent quelques spires ou zigzags avant de partir vers une direction déterminée.



*Expérience 14* (de contrôle), Wissembourg, 26 mai 1955.

Femelles récoltées le 25 mai en même temps que celles de l'exp. 13, mais en direction E-NE. Conservées aussi sous la tente entrouverte, elles sont lâchées le lendemain matin à partir de 10 h sur le lieu de capture.

Conditions atmosphériques identiques à 13.

Les bêtes repartent en majorité selon les lignes de vol très voisines de celles de la veille, entre le NE et le SE.

Au moment de l'envol elles effectuent aussi des tours comme celles des nos 12 et 13 lâchées dans un site inconnu.

*Expérience 15*, Rouffach, 13 mai 1956 (fig. 7).

Pondeuses en direction W retenues le 11 mai en F à 250 m de la forêt, conservées sous un hangar.

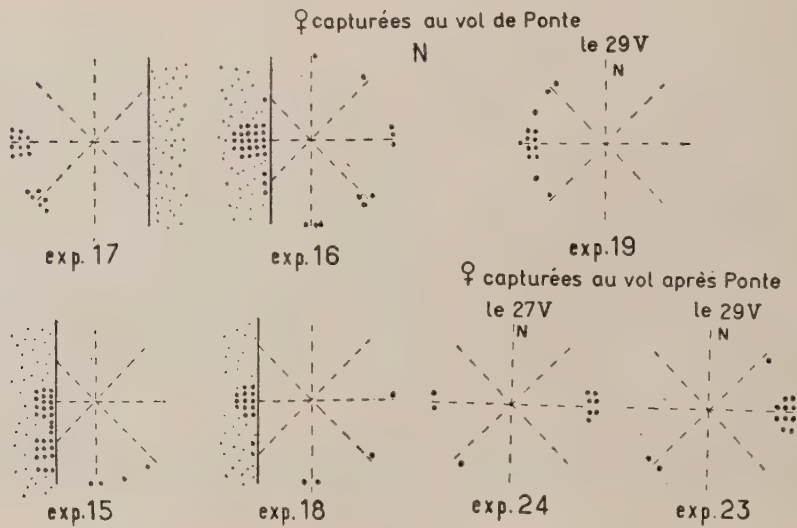


FIG. 7. — Maintien de la direction dans le temps. Les femelles pondeuses capturées au cours des vols crépusculaires dirigés vers l'W à Rouffach et lâchées les matins suivants dans un site inconnu (D) repartent dans leur direction originelle. — *Exp. 16* : Lâcher le lendemain de la capture dans le site de dépaysement D, et dans le foyer F (*exp. 17*). — *Exp. 15* : Lâcher 2 jours après la capture en D. — *Exp. 18* : Lâcher 3 jours après la capture en D. — *Exp. 19* : Lâcher le lendemain matin sur un sommet des Vosges (altitude 1 304 m). Les femelles après ponte capturées à Rouffach en direction E retrouvent aussi, au Rainkopf, la direction primitive, un jour (*exp. 24*) ou 3 jours (*exp. 23*) après leur capture.

Lâcher deux jours plus tard, le 13 mai au matin à partir de 11 h en D dans les champs, à 150 m de la lisière.

Ciel couvert 6/10<sup>e</sup> ; vent du N violent de 90 à 150 m/mn.

33 bêtes prennent leur essor, 29 s'orientent vers l'W et le SW et reprennent leur ligne de vol primitive. Elles se dirigent vers la forêt et y pénètrent. Certaines, entraînées par le vent, vont vers le SW, elles entrent aussi dans le bois. La direction est prise très rapidement au départ, soit directement, soit après une seule spire.

4 femelles vont vers le S et le SE.

*Expérience 16*, Rouffach, 14 mai 1956 (fig. 7).

Femelles du 13 conservées sous hangar.

Lâcher le 14 mai au matin à 11 h 40 en *D*, même emplacement que exp. 15.

Ciel clair ;  $t = 16^{\circ}2$  à 10 h 30 ; vent du N 90 m/mn.

38 femelles s'envolent ; 27 reprennent leur ligne de vol vers l'W vers la forêt. Certaines pénètrent profondément à l'intérieur du bois en volant au-dessus du taillis. L'orientation a été assez rapide avec, parfois, une ou deux petites spires avant d'aller vers le couchant.

11 femelles partent dans différentes directions.

*Expérience 17* (de contrôle), Rouffach, 14 mai 1956 (fig. 7).

Pondeuses du 13 conservées sous hangar.

Lâcher le 14 mai à 10 h le matin sur le lieu de capture.

Les femelles se dirigent toutes vers l'W, certaines déviées par le vent, vont vers le SW.

L'orientation est assez rapide. Les bêtes partent directement ou après avoir effectué une spire ou deux.

*Expérience 18*, Rouffach, 26 mai 1956 (fig. 7).

Pondeuses du 23 mai, conservées sous hangar.

Lâcher 3 jours plus tard, le 26 mai, à partir de 10 h 30 en *D* à 250 m de la forêt.

Ciel clair ; vent du N violent.

15 femelles s'envolent rapidement vers l'W soit directement, soit en effectuant une ou deux spires au départ. Les bêtes se dirigent vers la forêt.

Une femelle effectue à l'envol un très grand nombre de tours, puis part vers l'E en s'éloignant du bois.

*Expérience 19*, Rainkopf, 30 mai 1956 (fig. 7).

Pondeuses arrêtées à Rouffach le 29 mai (vol crépusculaire dirigé vers l'W) conservées sous hangar.

Lâcher le 30 mai au sommet du Rainkopf (1 304 m), crête où le relief s'abaisse rapidement dans toutes les directions. Les « crêtes » voisines, de même altitude, sont séparées par des cols profonds. Le site d'origine, au contraire, est uniformément plat ; la différence d'altitude est d'environ 1 100 m et la distance 25 km.

Ciel clair ; vent E très violent, vitesse supérieure à 300 m/mn.

14 femelles prennent leur essor à partir de 10 h. Le vent violent les gêne au départ, elles font face au vent à l'envol, mais rapidement elles se retournent et partent vers l'W, comme dans le site d'origine. Cependant elles ne sont pas entraînées par la bourrasque car des bêtes orientées en sens inverse partent en se maintenant contre le vent (cf. exp. 23).

D'après ces expériences, répétées de très nombreuses fois, les femelles arrêtées au cours de la migration de ponte au crépuscule (après le coucher du soleil) sont capables de s'envoler, non seulement peu après leur capture, mais encore les jours suivants dans le courant de la matinée. Elles repartent chaque fois dans la direction suivie au moment du vol interrompu.

Les bêtes relâchées immédiatement, reprennent très vite leur orientation primitive, quel que soit l'endroit où elles sont libérées (site d'origine,

enceinte ne laissant voir que le zénith, carrière, site symétrique du lieu d'origine avec une forêt faisant obstacle).

Les femelles dépayées dans le temps sont moins rapides, elles effectuent généralement à l'envol une ou deux spires qui peuvent être interprétées comme une recherche.

Les bêtes lâchées dans un site symétrique vont vers la forêt qu'elles avaient quittée précédemment. A Rouffach certaines pénètrent à mi-

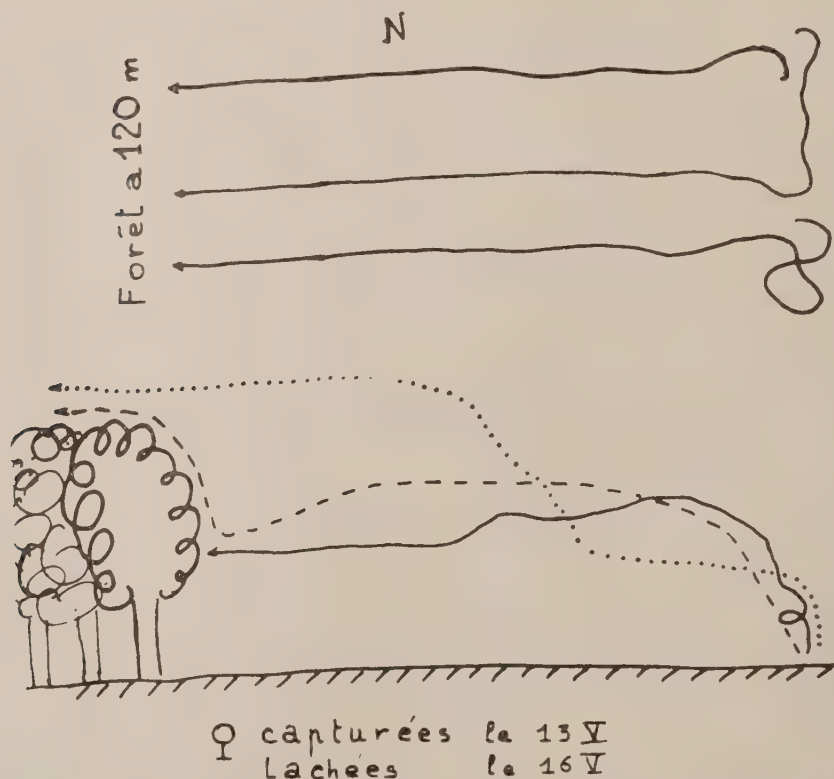


FIG. 8. — Maintien de la direction dans le temps. Les femelles pondueuses retrouvent leur direction 3 jours après leur capture, même si cela les conduit vers la forêt (Rouffach, 1956).

hauteur des arbres, d'autres, arrivées à 0,5-1 m de la lisière s'élèvent verticalement et se maintiennent au-dessus des cimes, d'autres encore montent déjà 50 ou 100 m avant l'obstacle et passent aussi au-dessus des grands arbres. Quelques-unes volent ainsi à 8-10 m au-dessus de la forêt et continuent aussi longtemps que l'œil exercé de l'observateur peut les suivre, c'est-à-dire 50 à 100 m à l'intérieur du massif boisé (fig. 8).

Les mères prêtes à pondre sont donc douées d'une faculté d'orientation qui leur permet de maintenir ou de retrouver leur direction ; si un écran de fumée barre leur chemin, elles le contournent par-dessus (4-7).



## B. — MIGRATION APRÈS PONTE

En 1955 à Wissembourg, d'après quelques observations, les femelles qui le soir se dirigeaient vers la forêt reprenaient immédiatement leur ligne de vol si elles étaient libérées de suite après la capture dans le site d'origine ou dans l'enceinte (6).

A Rouffach les bêtes vont vers la forêt, c'est-à-dire vers l'E pendant la migration après ponte. En 1956, elles ont été soumises aux mêmes épreuves que les pondeuses (8).



FIG. 9. — Migration après ponte. Maintien de la direction dans l'espace : Les femelles capturées le matin allant vers l'E et lâchées aussitôt en *D* repartent dans leur direction primitive aussi bien à 120 m (*exp. 20*) qu'à 25 m (*exp. 21*) de la lisière. Elles s'éloignent presque toutes de la forêt. Maintien de la direction dans le temps (*exp. 22*) : Les femelles capturées le soir repartent aussi dans la direction primitive, le lendemain matin, sur le lieu de capture et dans un site inconnu *D*.

### Dépaysements dans l'espace.

#### Lâchers dans un site inconnu.

*Expérience 20*, Rouffach, 13 mai 1956 (fig. 9).

Femelles capturées entre 10 h et 11 h à 250 m de la forêt (en *F*), alors qu'elles se dirigent vers la lisière située à l'E (migration après ponte, le matin).

Lâcher en *D*, à 120 m de la lisière à partir de 11 h 10.

Ciel partiellement couvert, dégagé au zénith et vers le soleil ; nébulosité 6/10<sup>e</sup> ;  $t = 16^{\circ}$  ; vent du NE 250 m/mn.

15 femelles, libérées, s'envolent rapidement. Toutes reprennent immédiatement leur vol vers l'E, 2, gênées par le vent, sont déportées vers le S.

*Expérience 21*, Rouffach, 13 mai 1956 (fig. 9).

Même origine que exp. 20. Lâcher en *D* presque en même temps, mais à 25 m de la forêt.

Les insectes libérés très près de la lisière se comportent comme ceux de 20. Presque tous s'éloignent des arbres où ils auraient pu se nourrir.

L'orientation est très rapide et les insectes n'effectuent ni spires, ni zigzags. Ceux qui, sur la baguette d'envol, ont la tête tournée vers l'W en prenant leur essor, font, aussitôt en l'air, un demi-tour et partent vers l'Orient. Dans le site d'origine ces Hannetons allaient vers la forêt, où ils auraient pu s'alimenter ; transportés de l'autre côté, ils reprennent la même trajectoire et s'éloignent du massif forestier.

### Dépaysements dans le temps.

*Expérience 22*, Rouffach, 15 mai 1956 (fig. 9).

Femelles capturées le 14 mai pendant la migration après ponte au crépuscule, à 250 m de la forêt (en *F*), se dirigeant vers l'E.

a) Lâcher le lendemain matin de l'autre côté du bois, en *D*, à 120 m de la lisière, à partir de 11 h 30.

Ciel clair ;  $t = 16^{\circ}8$  ; vent du N 245 m/mn.

Presque toutes reprennent rapidement la ligne de vol de la veille vers l'E. Le vent violent en entraîne beaucoup vers le SE, mais elles font toujours effort pour aller vers l'E à l'opposé du bois.

b) Lâcher aussi le lendemain matin, mais sur le lieu de capture à partir de 11 h (contrôle).

Même ciel ; vent du NE 145 m/mn.

6 femelles prennent leur essor et repartent vers la forêt à l'E. La prise de la direction a été assez rapide, les Hannetons effectuent généralement une ou deux spires.

L'orientation n'est pas aussi rapide que si les bêtes sont relâchées aussitôt après la prise. Quelques-unes partent après avoir décrit un ou deux crochets (ou seulement une spire), mais la majorité effectue d'abord un certain nombre de tours (3 ou 4) avant de retrouver la ligne de vol.

*Expérience 23*, Rainkopf, 30 mai 1956 (fig. 7).

Femelles arrêtées à Rouffach (en *F*) le 27 mai, aussi en direction *E*.

Lâcher le matin du 30 mai au sommet du Rainkopf (1 304 m) comme pour l'exp. 19.

Ciel clair ; vent d'E très violent, vitesse 300 m/mn.

Les femelles prennent leur essor et, une fois en l'air, s'orientent vers l'E. Le vent violent qui souffle de l'E par rafales gêne considérablement leurs déplacements. Certaines sont rabattues sur le sol, d'autres sont entraînées vers l'W. par un coup plus violent, puis reviennent vers l'E pendant une accalmie ; ce manège se reproduit plusieurs fois avant que le Hanneton puisse progresser vers l'E. Les quelques trajectoires dessinées sur la figure 10 indiquent les efforts faits pour lutter contre le vent.

Dans l'exp. 19 les pondeuses allaient vers l'W au moment de la capture. Après le lâcher leur comportement est très différent : elles font face au vent pour s'élever, puis partent vers l'W en se laissant aider par le courant aérien.

*Expérience 24*, Rainkopf, 30 mai 1956 (fig. 7).

Femelles arrêtées à Rouffach le 29 mai, au crépuscule, direction E.

Lâcher le 30 mai au sommet du Rainkopf comme exp. 19 et 23. Dans l'ensemble les Hannetons repartent de même vers l'E en luttant contre le vent.

De nombreuses variantes ont abouti aux mêmes résultats : les femelles arrêtées au cours de la migration après ponte retrouvent leur direction primitive dans un paysage inconnu, peu après leur capture ou les jours suivants dans la matinée, même si cela les éloigne du massif forestier où elles se rendaient.

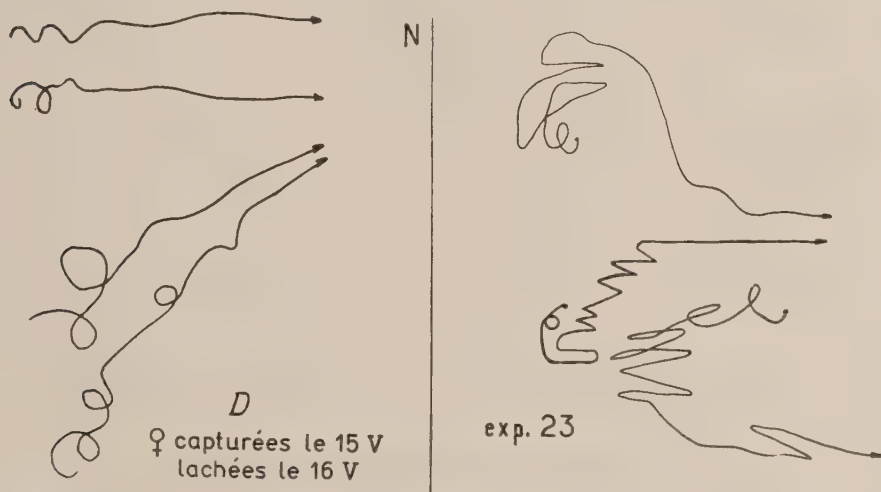


FIG. 10. — Migration après ponte. Maintien de la direction dans le temps. Trajectoires de femelles capturées pendant la migration après ponte orientée vers l'E et lâchées dans un site inconnu. Elles retrouvent toutes leur direction primitive. A Rouffach dans le site symétrique *D* cela les éloigne de la forêt. Au Rainkopf (*exp. 23*) elles luttent contre le vent violent pour partir vers l'E.

Le comportement de ces insectes est semblable à celui des pondeuses soumises aux mêmes épreuves.

En 1957, des expériences complémentaires effectuées dans la région de Dijon près de Genlis (Côte d'Or) ont permis de vérifier le maintien de la direction dans le temps pour les migrations de ponte et après le dépôt des œufs.

Les lieux de dépaysement présentaient des caractères très différents l'un de l'autre.

*Expériences « 25 ».*

Il s'agissait parfois d'une coupe récente, en forêt de Labergement, où subsistaient seulement de grands arbres porte-graines assez espacés pour que le site puisse être comparé à une vaste enceinte de 15 à 20 m de diamètre et de 20 m de hauteur. Les femelles montaient en faisant quelques spires qui les conduisaient déjà suivant le sens originel ; un grand nombre s'en allait de suite



au-delà des cîmes, mais certaines se posaient en atteignant le feuillage. Enfin, quelques-unes sont parties directement à travers bois en se maintenant à 3 m de hauteur.

*Expériences « 26 ».*

Les lâchers se sont faits surtout au milieu de la plaine de Rouvres à égale distance (1 500 à 2 000 m) de petits villages ou de voies de communication bordées d'arbres. Chaque obstacle, d'égale importance, est vu sous un angle très faible (1°) et il ne peut pas influencer l'insecte à l'envol. Ici encore, la direction est retrouvée rapidement.

Le phénomène est d'autant plus remarquable que les bêtes avaient été récoltées à proximité de plusieurs lisières en position presque symétrique l'une par rapport à l'autre ; selon les lots les femelles prenaient alors des directions opposées E et SW pour les pondeuses, W et NE pour les migrations après la ponte (cf. témoins fig. 14, exp. 41 ; fig. 17, exp. 54 ; fig. 24).

Les dépaysements *excluent la possibilité pour les insectes de s'orienter sur des repères visuels terrestres.*

Les femelles capturées le soir après le coucher du soleil (pendant les migrations de ponte, et après ponte) sont capables, les jours suivants, de reprendre la même orientation en plein jour, alors que l'image céleste est tout à fait différente de celle existant au moment de la capture.

### C. — MIGRATION PRÉALIMENTAIRE

Les immatures des deux sexes quittent les champs et les prés et, après un vol de recherches (cf. chap. III) se dirigent en ligne droite vers la forêt qui constitue le site attractif. Ils sont capturés, selon les cas, entre 120 et 250 mètres de la lisière puis soumis à diverses épreuves de dépaysement.

De nombreuses expériences ont été réalisées, en 1956 dans le foyer de Rouffach et en 1957 à Genlis.

#### Dépaysements dans l'espace.

##### Lâchers sur le lieu de capture.

Les Hanneçons libérés immédiatement sur le filet où ils ont été arrêtés, prennent leur essor et retrouvent, de suite, leur ligne de vol. La position de l'insecte sur le filet ne joue aucun rôle ; l'orientation se fait aussitôt après l'envol.

##### Lâchers dans une enceinte.

Un certain nombre d'expériences ont été effectuées à Rouffach dans l'enceinte déjà décrite (haut. 2 m, diam. 3 m ; fig.2).

*Expérience 27*, Rouffach, 6 mai 1956.

Hannetons des deux sexes orientés en *F* vers l'E, vers la forêt, pendant le vol du soir.

Lâcher immédiatement au centre de l'enceinte.

Ciel clair ;  $t = 16^{\circ}2$  à 19 h 37 ; vent du N-NE, vitesse de l'ordre de 40 m/mn.

Sur 20 insectes, 15 s'orientent à l'intérieur vers l'E, 3 vers le NE et 2 dans différentes directions. Le paysage environnant n'est pas visible.

*Expérience 28*, Rouffach, 6 mai 1956.

Vol crépusculaire vers une lisière orientée EW, les Hannetons des deux sexes se dirigent vers le N.

Placées dans l'enceinte, les bêtes repartent vers le N. Leur ligne de vol fait déjà, à l'intérieur du dispositif, un angle voisin de  $90^{\circ}$  avec celle des insectes de l'exp. 27 mis en même temps qu'eux.

*Expérience 29*, Rouffach, 9 mai 1956.

A la fin de l'exp. 4 effectuée avec des femelles pondeuses il avait été possible de mettre aussi dans l'enceinte des bêtes du vol préliminaire. Les individus de chaque catégorie reprennent respectivement leur direction originelle vers l'W et vers l'E à l'intérieur du dispositif.

Pour prendre leur essor, les immatures grimpent jusqu'en haut des baguettes de 9 cm. Les pondeuses font preuve de plus d'activité, elles s'en vont avant d'en avoir atteint l'extrémité.

### **Lâchers dans un site inconnu.**

1<sup>o</sup> Vols crépusculaires.

*Expérience 30*, Rouffach, 3 mai 1956 (fig. II).

Hannetons des deux sexes en direction E.

Lâcher 10 minutes plus tard de l'autre côté de la forêt en *D* à 10 m de la lisière.

Ciel clair, nébulosité 2/10<sup>e</sup> ;  $t = 10^{\circ}$  à 19 h 45 ; vent nul.

18 insectes partent franchement vers l'E en effectuant de légers zigzags à l'envol. Leur trajectoire les éloigne des arbres situés à 10 m seulement du point de départ ; 5 de ces bêtes sont suivies pendant 50 m malgré l'obscurité. 12 n'ont pas pris leur essor.

*Expérience 31*, Rouffach, 4 mai 1956.

Hannetons des deux sexes en direction E.

Lâcher 10 minutes plus tard en *D* à 40 m de la lisière.

25 Hannetons ne s'envolent pas, 15 prennent leur essor et partent tous vers l'E, 3 sont suivis à la course dans cette direction respectivement pendant 120, 100 et 60 m. Les Coléoptères ont un vol rapide et présentent des trajectoires rectilignes qui les éloignent de la forêt.

*Expérience 32*, Rouffach, 5 mai 1956.

Hannetons des deux sexes en direction E.

Lâcher 10 minutes plus tard en *D* à 120 m de la lisière.

29 Hannetons ne s'envolent pas. 19 partent et se dirigent directement vers l'E, à l'opposé de la forêt.

*Expérience 33*, Rouffach, 7 mai 1956 (fig. 11).

Au N du foyer de Rouffach s'élève une colline (altitude 240 m) qui domine la plaine de 40 m environ ; les Hannetons qui s'envolent à proximité de ce point culminant se dirigent vers lui.

Les bêtes capturées sont lâchées 10 minutes plus tard de l'autre côté de la butte.

Ciel clair,  $t = 17^{\circ}4$  à 19 h 55 ; nébulosité 1/10<sup>e</sup>.

18 départs : 15 vont sans hésiter vers le NE et le N-NE, selon des directions très voisines de celles adoptées au moment de la récolte, 1 part vers l'E, 1 autre vers le SE. Une bête tourbillonne et est perdue de vue avant d'avoir pris une orientation.

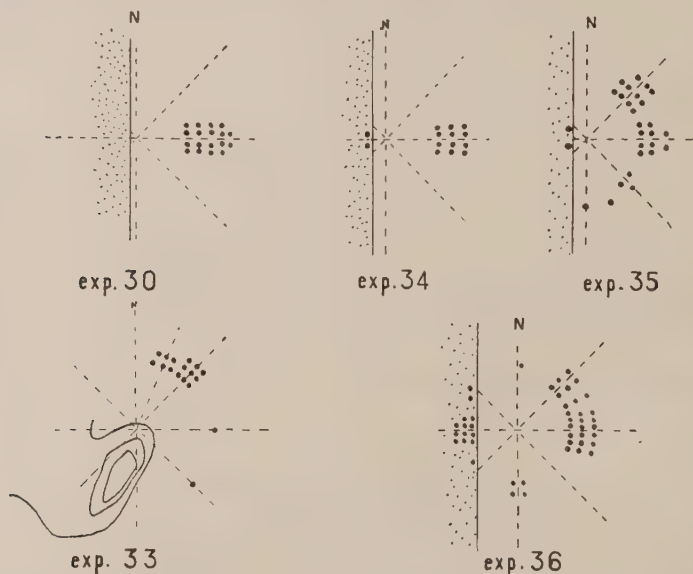


FIG. 11. — Migration préliminaire. Maintien de la direction dans l'espace. Les Hannetons immatures, transportés le soir immédiatement après leur capture dans un site inconnu, reprennent leur direction originelle, même si cela les amène à s'éloigner du « but » vers lequel ils se dirigeaient : la forêt (exp. 30) ou une colline (exp. 33). Ceux pris le matin et transportés de suite dans un site inconnu *D* reprennent leur direction originelle s'ils sont lâchés très près de la forêt (exp. 34-35) ; lâchés à 120 m, la plupart repartent comme précédemment, mais plusieurs s'orientent d'après le nouveau paysage (exp. 36).

20 Vols diurnes.

*Expérience 34*, Rouffach, 4 mai 1956 (fig. 11 et 12).

Hannetons des deux sexes en direction E capturés à 11 h 30 en *F*.

Lâcher à partir de 12 heures en *D* à 40 m de la lisière.

Ciel clair ; temps chaud et ensoleillé ; vent violent du N soufflant par sautes.

Sur 17 insectes, 12 reprennent leur trajectoire vers l'E et s'éloignent de la forêt, 2 vont vers elle, 3 ne peuvent pas être suivis.

Au moment de l'envol, les bêtes sont gênées par le vent. Certaines retrouvent leur direction de suite, d'autres effectuent des trajectoires plus compliquées composées au départ de spires et de crochets plus ou moins nombreux. Le vent violent emporte les Hannetons vers le S, mais ils réagissent en main-



tenant l'axe de leur corps orienté vers l'E. La majorité a pu être suivie pendant 80 ou 200 m.

Parmi les deux bêtes parties en forêt, l'une va d'abord vers le S en longeant la lisière pendant 50 m, elle revient alors vers le N en dépassant le point de départ, puis oblique vers l'W ; l'autre va au début vers l'E, elle se dirige ensuite vers le massif forestier.

*Expérience 35*, Rouffach, 5 mai 1956 (fig. 11).

Hannetons des deux sexes en direction E, capturés entre 10 h et 12 h en F. Lâcher à partir de 12 h 15 en D à 40 m de la lisière. Ciel clair ; temps chaud.

27 Hannetons sont observés : 24 vont vers le secteur E (10 à l'E, 11 au NE, 3 au SE) 1 vers le S-SE, 1 vers le S ; 2 vers la forêt à l'W.

Comme dans l'exp. 34 les bêtes partent assez rapidement selon des directions voisines de celles prises dans le site d'origine. La presque totalité s'éloigne de la forêt toute proche.

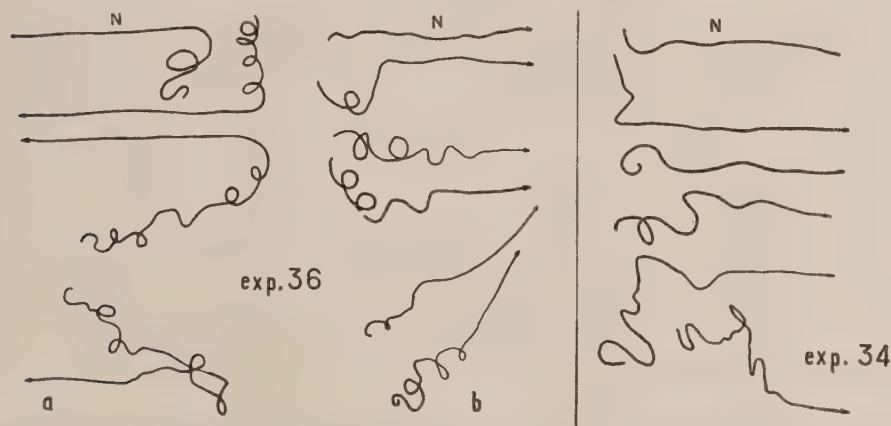


FIG. 12. — Migration préliminaire diurne. Maintien de la direction dans l'espace. Trajectoires de Hannetons immatures capturés en F en direction E et lâchés immédiatement de l'autre côté de la forêt en D. — Exp. 34 : à 40 m de la lisière, ils retrouvent rapidement la direction originelle. — Exp. 36 : à 120 m de la forêt, la plupart des insectes reprennent la direction originelle (b) mais plusieurs semblent s'orienter d'après le nouveau paysage (a).

*Expérience 36*, Rouffach, 5 mai 1956 (fig. 11 et 12).

Insectes du même lot que 35, mais lâchés en D à 120 m de la lisière.

Sur 45 Hannetons, 27 (soit 60 p. 100) s'éloignent de la forêt selon des directions étalées entre le NE et le S-SE, presque pareilles à celles suivies au moment de la capture. Certains sont suivis pendant 150 m.

Quelques-uns partent directement, mais la plupart effectuent d'abord une ou deux spires et des zigzags, qui peuvent être interprétés comme une recherche (fig. 12 b).

14 Hannetons (soit 30 p. 100) se dirigent vers la forêt à l'W. A l'envol ces derniers décrivent tous des spires et des zigzags. Certains partent assez rapidement. D'autres s'éloignent, tout d'abord, des arbres en allant vers l'E. Selon des trajectoires capricieuses voisines au début de celles des insectes qui se sont définitivement orientés vers le Levant, mais, après un parcours de 20 à 40 m, ces Coléoptères font demi-tour et vont alors directement vers la forêt à l'W. Au cours du vol de recherche ils ont donc été influencés par le massif et se sont orientés d'après le nouveau paysage (fig. 12 a).

De très nombreuses répétitions ont été réalisées, elles ont toutes présenté des résultats identiques.

Les Hannetons retenus au cours des migrations préalimentaires, après le coucher du soleil, et lâchés peu après, reprennent leur ligne de vol aussi bien à l'intérieur d'une enceinte (qui cache tout le paysage) que dans un site inconnu. Ils partent directement et sans hésiter, ils ne sont pas influencés par des « objets » (repères visuels terrestres), tout comme les femelles récoltées pendant les autres migrations.

Les bêtes capturées le matin effectuent d'abord un petit vol de recherche et le site peut entrer en concurrence avec la mémoire de la direction si le lâcher a lieu pas trop près d'une silhouette attractive (120 m).

### Dépaysements dans le temps

En 1956, au cours d'un essai préliminaire réalisé à Rouffach, un certain nombre de bêtes allant vers l'E (en *F*) avaient repris leur ligne de vol le

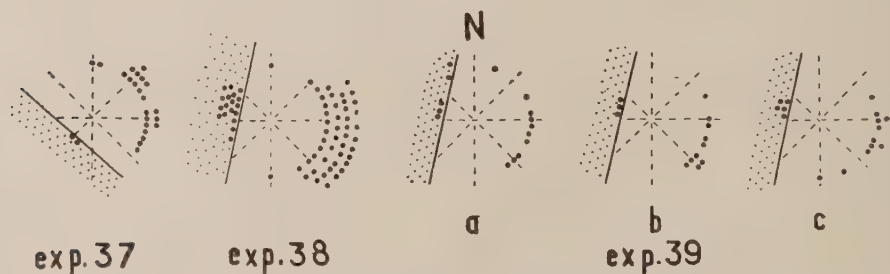


FIG. 13. — Migration préalimentaire crépusculaire. Dépaysement dans le temps. La plupart des insectes capturés en direction NE-E et libérés le matin suivant retrouvent pour la plupart leur direction, ce qui les amène à s'éloigner de la forêt. Un petit nombre va vers la lisière proche.

lendemain matin dans le site de dépaysement *D*, en négligeant la forêt située à l'W très près du point de lâcher.

En 1957, près de Genlis (Côte-d'Or) les Hannetons convergent vers un angle de la forêt de Labergement, selon des trajectoires orientées entre l'E et le NE. Arrêtés au cours d'un vol crépusculaire, les insectes sont libérés les jours suivants dans un paysage inconnu à proximité d'un site attractif situé soit au SW, soit à l'W-NW.

*Expérience 37*, Genlis, 17 avril 1957 (fig. 13).

Immatures des deux sexes. Vol crépusculaire du 16 avril, direction E et NE.

Lâcher le 17 à partir de 10 h 10 à 120 m d'une lisière orientée NW-SE.

Temps ensoleillé, vent léger du S.

24 bêtes prennent leur essor (12 mâles, 5 femelles, 7 de sexe inconnu), 20 (dont 11 mâles et 5 femelles) partent entre le NE et le SE et s'éloignent de la forêt. Deux seulement se dirigent vers les arbres et 2 vont vers le N.

La direction n'est pas prise immédiatement, les Hannetons effectuent au départ des spires (une ou deux, quelquefois quatre ou cinq).

*Expérience 38*, Genlis, 22 avril (fig. 13).

Immatures des deux sexes. Vol crépusculaire du 21 avril. Direction E et NE. Lâcher le 22 à partir de 10 h à 140 m à l'E d'une lisière orientée N-NE-S-SW. Ciel clair, vent d'E léger.

66 bêtes (45 femelles, 21 mâles) s'envolent. 46 (32 femelles, 14 mâles) partent à l'opposé de la forêt dans des directions voisines de celles prises dans le site d'origine, après avoir décrit un certain nombre de tours et de zigzags comme dans l'exp. 37.

18 (11 femelles, 7 mâles) sont attirés par le bois proche et vont vers l'W-NW. Parmi ceux-ci, certains se dirigent d'abord vers l'E pendant 20 à 40 mètres en tournoyant, puis ils vont vers les arbres proches en décrivant le plus souvent une grande courbe ; les autres rejoignent la lisière soit assez rapidement après une ou deux spires, soit après un vol de recherche plus compliqué. 2 femelles partent l'une au N, l'autre au S.

*Expérience 39*, Genlis, 20 avril (fig. 13).

Hannetons capturés pendant les vols crépusculaires des 17, 18 et 19 avril, orientés entre l'E et le NE et maintenus à jeun dans des cages grillagées laissées à l'ombre.

Lâchers simultanés dans la matinée du 20, sur le lieu de dépaysement de l'expérience 38, entre 10 h 40 et 12 h ;  $t = 13^{\circ}5$  ;  $h = 65$  ; Ciel partiellement couvert pendant tout le temps des observations (nébulosité 75 p. 100) mais quelques parties bleues restent visibles, soleil brille de temps en temps ; vent du N-NE variable, 45 à 110 m/mn, ne gêne jamais les bêtes.

a) captures du 17 avril par ciel clair.

15 départs ; 9 entre NE et SE, 1 vers N-NE, 5 sont attirées par la forêt à l'W-NW et au NW.

b) captures du 18 avril par ciel entièrement couvert.

13 départs (femelles et mâles) : 10 entre NE et SE, 3 seulement vers lisière proche.

c) captures du 19 avril par temps bouché.

16 départs : 9 entre NE et SE, 1 vers S-SE, 1 vers S, 5 vers lisière.

*Expérience 40* (de contrôle), Genlis, 20 avril.

Immatures (ramassés derrière labours ou sous filets), libérés en même temps et au même endroit que exp. 39.

11 départs : 9 présentent un vol d'orientation caractéristique (cf. chap. III) et partent à l'W-NW en direction du site attractif.

## Conclusions

Les immatures des deux sexes, maintenus à jeun, conservent encore en grand nombre la mémoire de l'orientation prise au foyer d'origine. Dans tous les cas, à l'envol, les insectes effectuent des spires et des zigzags mais les trajectoires ne sont pas plus compliquées après 3 jours de captivité.

Au moins 70 p. 100 retrouvent leur direction le matin des jours suivant une capture faite au crépuscule. Les dépaysements prouvent que les bêtes suivent leur ligne de vol sans tenir compte de repères visuels terrestres.



Un petit nombre va vers la forêt proche, site attractif du lieu de lâcher. Ce phénomène est comparable à celui observé lors des dépaysements dans l'espace pendant les vols diurnes (exp. 36).

Le comportement de ces Hannetons est toutefois différent de celui des bêtes qui prennent leur envol pour la première fois.

Dans l'étude des vols préalimentaires, il faut tenir compte du fait que les insectes ont parcouru des trajectoires orientées plus ou moins longues au moment de leur capture. Certains peuvent avoir volé pendant 500 à 1 500 m, en direction de la forêt. D'autres ont pris leur essor seulement depuis moins de 100 m et leur trajectoire n'est peut-être pas encore définie, dépayés, ils se dirigent vers le nouveau site.

L'hypothèse d'une concurrence entre l'aspect du paysage et les repères utilisés par l'insecte peut être aussi retenue. Un phénomène analogue a déjà été signalé chez les Abeilles par VON FRISCH et LINDAUER (1954) et chez *formica rufa* par JANDER (1957).

*La faculté d'orientation déjà bien mise en évidence chez les femelles au moment de la ponte, et après celle-ci, apparaît précocement au cours de la migration préalimentaire.* Elle se manifeste quelles que soient les conditions atmosphériques (ciel clair ou très couvert). A ce moment, l'orientation est déterminée par un objet : la silhouette vue sous le plus grand angle. Ensuite les insectes retiennent la direction choisie d'après certains repères cosmiques ; ils sont alors capables de retrouver leur ligne de vol indépendamment de l'aspect des lieux, même s'ils sont soumis à un dépaysement dans le temps.

## II. — DÉTERMINISME DE LA DIRECTION DES MIGRATIONS

Les expériences précédentes ont révélé une faculté d'orientation chez le Hanneton commun, cependant elles ne fournissent aucune indication sur le mode d'utilisation de cette propriété par l'Insecte. Dans ce but, plusieurs séries d'essais ont été entreprises dans le foyer simple de Rouffach et dans la région de Dijon ; il ne s'agissait plus de dépayser des bêtes capturées au cours d'une migration, mais d'étudier *le comportement au moment de l'envol* de femelles prêtes à pondre, ou venant de déposer leurs œufs (8).

### A. — MIGRATION DE PONTE

1° Femelles capturées au cours de la migration préalimentaire.

*Expérience 41, Genlis, 1957 (fig. 14).*

Femelles prises à 120 m de la forêt de Labergement (Côte-d'Or) le 22 avril au soir et maintenues en cage en plein air (alimentées avec du feuillage de chêne).

Lâcher au moment de la ponte le 18 mai dans la plaine de Rouvres où aucun site attractif ne peut intervenir.

Ciel complètement dégagé toute la matinée ; soleil visible.

7 h 30  $t = 10^{\circ}$  ;  $h = 93$  ; vent N 150 m/mn.

9 h 55 vent nul ; 12 h 5  $t = 22^{\circ}$  ;  $h = 57$  ; vent SE 75 m/mn.

16 femelles prennent leur envol. Elles partent rapidement après 2 ou 3 spires, en se maintenant à 3 ou 4 mètres au-dessus du sol ; 3 montent jusqu'à 6 et 8 m et effectuent plusieurs tours avant de prendre une direction définie.

Une tournoie longtemps en allant vers le N-NW ; 2 partent vers le NE, mais toutes les autres se dirigent vers l'W, le NW ou le SW, c'est-à-dire, à peu près en sens inverse du vol préalimentaire.

Leur comportement ne présente pas de différences significatives avec celui des bêtes témoins prélevées les jours précédents dans le site d'origine au cours des vols de ponte du soir (14 et 16 mai) et lâchées presque en même temps et au même endroit.

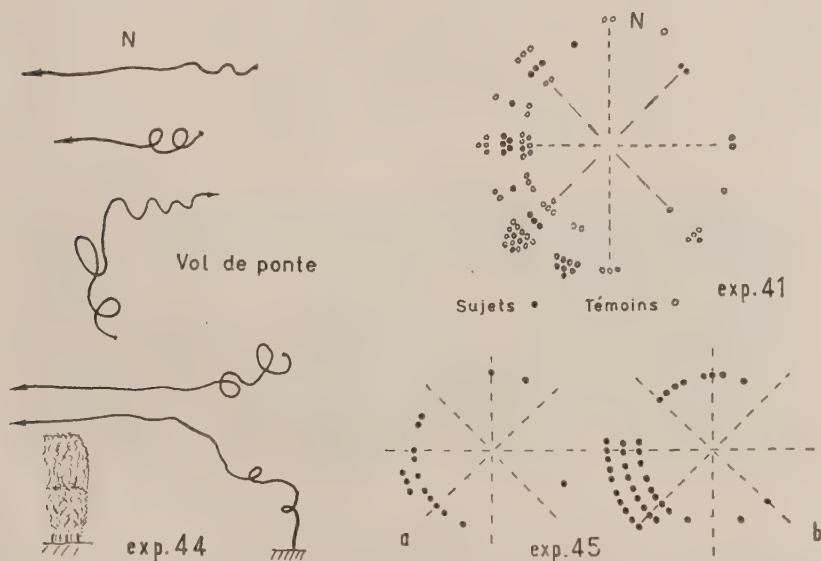


FIG. 14. — Déterminisme de la migration de ponte. Les femelles pondeuses partent en sens inverse du vol préalimentaire comme le montrent des lâchers de bêtes capturées au cours de la migration préalimentaire (*exp. 41*) ou pendant le vol après la première ponte (*exp. 45*) et libérées après élevage dans un site inconnu (Genlis, 1957). Les directions sont les mêmes que celles des bêtes témoins prélevées les jours précédents au cours des vols de ponte dans le site d'origine. D'après les trajectoires de vol, les directions sont retrouvées assez rapidement. Dans un site symétrique, les bêtes sont amenées à pénétrer en forêt (*exp. 44*).

## 2° Femelles récoltées pendant la période d'alimentation.

### Expérience 42.

Femelles récoltées le 14 mai 1956 en pleine forêt de Rouffach (Haut-Rhin) en secouant les jeunes arbres situés à 100 et 150 m de la bordure, au moment de la période des migrations de ponte, alors que les derniers vols préalimentaires, de faible importance, dataient de 5 jours. La plupart des femelles capturées devaient donc être prêtes à pondre.

Des bêtes récoltées dans l'après-midi sont portées le soir même, de l'autre

côté du bois, au milieu d'une petite plantation de chênes ayant 4 m de hauteur environ. Les rameaux portant les insectes sont déposés près des cimes à 8-10 m de la lisière orientée nord-sud. Le couchant était bien visible.

Les femelles prennent leur vol à partir de 20 h 10 sous une luminosité de 100 lux. La plupart (treize) sont parties rapidement vers l'W sans prendre de hauteur, ni faire de spires d'orientation, c'est-à-dire sans tenir compte du milieu environnant, 3 vont vers le S et 2 vers l'E. Enfin quelques-unes se posent après avoir voleté un instant.

#### *Expérience 43.*

Femelles de même origine que 42, mais n'yant pas pris leur envol le soir du 14 mai — en élevage pendant 3 jours.

a) Lâcher de départ (en D) à 250 m de la lisière E de l'autre côté de la forêt le 17 mai au matin.

Ciel clair, beau soleil ; 9 h 20 ;  $t = 17^{\circ}6$  ;  $h = 76$  ; vent S 140 m/mn.

5 départs. De 11 h 15 à 11 h 45 : 4 vont à l'W après quelques zigzags ou quelques spires en volant bas. Elles accélèrent leur allure en se rapprochant de la forêt et cherchent à monter au niveau des cimes. Toutes sont reprises après 150 ou 200 m de parcours. Elles sont pleines d'œufs.

La cinquième bête part vers le N-NE après quelques tours.

b) Lâcher de contrôle en F, dans le site d'origine, à 250 m de la lisière.

5 départs : de 9 h 30 à 9 h 45 toutes vont rapidement vers l'W, de la même manière que les précédentes ; l'une d'elles oblique vers le S après 80 m de vol environ. La plupart sont rattrapées et leur abdomen est plein d'œufs prêts à être pondus.

3° Femelles capturées pendant la migration après la première ponte.

#### *Expérience 44 (fig. 14).*

Femelles prises à Rouffach le 18 mai 1956 (vol crépusculaire de retour en forêt), maintenues en cage d'élevage en plein air et nourries pendant une quinzaine de jours avec feuilles de chêne.

a) Lâcher en D le 1<sup>er</sup> juin à 130 m de la lisière.

Ciel nuageux avec de belles éclaircies ;  $t = 18^{\circ}5$  à 9 h 50 ; vent S 130 m/mn.

Les bêtes déjà âgées et fatiguées mettent assez longtemps à prendre leur vol. Sur 14 femelles 10 s'en vont vers la forêt en faisant seulement quelques spires (8 vers l'W, 1 au SW, 1 au NW). Parmi les autres 2 vont à l'E, 1 au NE et 1 au SE. Les quelques animaux attrapés sont prêts à pondre.

b) Lâcher de contrôle le 2 juin dans le site d'origine F.

Ciel légèrement brumeux ; soleil visible ;  $t = 18^{\circ}$  ;  $h = 73$  à 10 h ; vent N 40 m/mn.

Les 8 femelles qui s'envolent vont à l'opposé de la forêt dans des directions W (cinq), NW (une) et SW (deux), comme celles libérées la veille au lieu de dépaysement ce qui les ramenait alors vers le bois. Les trajectoires sont analogues, simples, avec une ou deux spires.

Des résultats de même ordre sont obtenus avec des femelles capturées le 17 au cours du *vol du matin*, mises en élevage et libérées dans les mêmes conditions les 1<sup>er</sup> et 2 juin.

#### *Expérience 45 (fig. 14).*

Le phénomène a été de nouveau étudié en 1957 près de Genlis (Côte-d'Or) avec des femelles prises le 1<sup>er</sup> mai au moment de la migration après ponte.



Elles allaient à la forêt vers l'E, et le NE. Elles s'alimentent abondamment en élevage. D'après quelques dissections la deuxième ovogenèse est terminée le 17.

a) Lâcher à Rouvres, 17 mai entre 9 h 20 et 10 h 35.

Ciel clair ; 9 h 30  $t = 14^{\circ}8$  ;  $h = 78$  ; vent N-NE faible par sautes.

16 départs ; 13 entre le S-SW et l'W-NW selon des directions parallèles à celles suivies par les pondeuses dans le site d'origine. Deux vont vers le N et une vers le SE.

A l'envol, certains insectes prennent une direction fixe après une ou deux spires. D'autres présentent un comportement plus compliqué ; le nombre de tours augmente (5 à 6) en même temps les bêtes s'élèvent (quelquefois jusqu'à 40 et 50 m), c'est seulement en altitude qu'elles suivent une route orientée.

b) Lâcher à Rouvres, 18 mai entre 10 h 10 et 11 h 15.

Ciel clair ; beau temps 12 h :  $t = 22^{\circ}$  ;  $h = 62$ .

38 départs : 28 vont entre le SW et l'W comme les mères du foyer d'origine ; 8 vont vers le NW et le NE ; 2 vers le SE. Comme la veille, les bêtes effec-



FIG. 15. — Filets tendus au-dessus du sol et destinés à recevoir les femelles pondeuses qui seront reprises lorsqu'elles auront déposé leurs œufs (Rouffach).

tuent quelques spires avant de prendre leur chemin orienté. Certaines montent aussi très haut en tournant avant de partir. 4 n'ont pas pris leur envol ; sacrifiées elles étaient toutes pleines d'œufs mûrs.

Des femelles avaient été arrêtées au cours des migrations de ponte du soir (11 et 13 mai 1956 à Rouffach), alors qu'elles avaient quitté la forêt et se dirigeaient vers l'W. Elles furent placées sous des filets tendus au-dessus du sol, (couvrant chacun 15 m<sup>2</sup>) à raison de 50 à 100 par dispositif (fig. 15) ; celles-ci s'enfoncent rapidement en terre.

Quelques jours après, les mères qui ont déposé leurs œufs apparaissent à la surface du sol où elles sont retenues par le tissu. Une partie est soumise de suite à des épreuves de lâcher que nous étudierons plus loin (§ B, p. 286).

Le restant est placé en cage d'élevage en plein air et nourri avec du chêne. Après une quinzaine de jours, les femelles (auxquelles on avait ajouté quelques mâles) sont à nouveau pleines d'œufs et prêtes à pondre.

Elles sont relâchées dans le site de dépaysement D. Les envols sont peu

nombreux, mais la plupart se font vers l'W, en direction inverse de la migration préalimentaire.

#### 4° Conclusions.

Ainsi, dans les foyers étudiés, les Hannetons présentent un vol préalimentaire dirigé vers l'E ; après 10 à 15 jours d'alimentation les femelles prêtes à pondre partent presque toutes vers l'W, c'est-à-dire vers le lieu d'origine et en sens inverse de l'itinéraire parcouru la première fois.

Des observations faites dans un site remarquable en Suisse avaient conduit F. SCHNEIDER (1956) à émettre l'hypothèse d'un retour vers le site d'origine, qui se trouve confirmée par nos expériences.

Ce comportement reste le même quels que soient l'heure (matin, soir), le point d'envol et l'aspect du paysage environnant et cela amène parfois les bêtes à aller vers un massif boisé qu'elles devraient quitter. Le phénomène s'observe chez les insectes dont l'ovogenèse est achevée et qui sont prêts à pondre quelle que soit la date de récolte : femelles prises au cours du vol préalimentaire et maintenues en élevage jusqu'à la ponte, Hannetons prélevés sur des arbres, individus capturés une quinzaine de jours auparavant pendant la migration après la première ponte ou même, alors qu'ils étaient retenus sous des filets après la ponte, sans avoir effectué un nouveau vol vers les bois.

L'état de maturation des œufs provoque le départ et détermine chaque individu à prendre une direction en sens inverse de celle adoptée lors de la toute première sortie.

Le vol est pris rapidement, aussi bien le matin que le soir, grâce à la faculté d'orientation de ce Coléoptère. A vrai dire, ce n'est pas un vol de fuite et l'insecte ne quitte pas la forêt, mais il s'en va sans tenir compte de ce qui l'entoure. D'après des observations faites à 10 m au-dessus du sol, il prend son départ en plein bois et il se maintient à mi-hauteur des arbres dont il traverse les branchages sans s'élever au-dessus des cimes d'où il pourrait dominer le paysage, il poursuit son vol en ligne droite (fig. 16) <sup>(1)</sup>.

Dans les conditions naturelles cela l'oblige généralement à traverser une grande lisière et le mène vers des espaces libres et des champs de ponte où il se pose. Dans une forêt présentant des indentations, il est fréquent de voir des insectes longer l'un des côtés jusqu'à l'autre bord pour conserver la direction générale adoptée dans le site au lieu de gagner de suite le large. Dans nos expériences nous les avons vus rejoindre la forêt car celle-ci était sur l'itinéraire du voyage.

Dans certains cas, peu nombreux d'ailleurs, il y a conflit entre le site et l'orientation. Des femelles effectuent de nombreuses spires de re-

<sup>(1)</sup> Nous remercions bien vivement l'administration des Eaux et Forêts (M. BÉRARD, actuellement Conservateur à Épinal et M. BOUVAREL, Ingénieur à la Station de Recherches de l'École nationale de Nancy) d'avoir mis à notre disposition des échelles légères permettant d'atteindre le niveau des branches des grands arbres.

cherches avant de s'en aller en terrain découvert à l'opposé de la forêt, prenant un sens inverse à celui utilisé par la grande majorité des pondeuses. Il peut s'agir soit d'une réorientation, soit d'une bête sortie du sol à peu de distance de la lisière (50 à 100 m) vers laquelle elle se serait rendue en un temps de vol trop limité pour pouvoir en retenir la direction.

Cependant, pour la plupart, les femelles retiennent l'orientation prise au cours de la migration préalimentaire, leur psychisme a été



FIG. 16. — Échelles légères permettant d'observer le mouvement des insectes en pleine forêt, à mi-hauteur des grands arbres (Rouffach, 1956).

« impressionné » de telle façon que, le moment venu, sous l'influence de conditions physiologiques en rapport avec la fin d'un cycle de reproduction, elles se montrent capables de partir en sens inverse.

Dans les conditions habituelles, ce comportement est favorable à l'insecte, auquel est ainsi donné la possibilité de quitter rapidement la forêt, mais cela peut devenir une gêne et allonger considérablement le parcours lorsque le massif présente une bordure sinueuse.

En effet, au cours de la période d'alimentation, les Hannetons se déplacent et s'éloignent peu à peu de la lisière d'arrivée. La migration de



ponte se fera, cependant, en sens inverse du vol préalimentaire. Cela obligera parfois les femelles à traverser ou même à longer longtemps une avancée de la forêt en négligeant des espaces libres situés à proximité immédiate.

On ne peut pas considérer cette conduite comme un véritable retour vers le gîte (« homing ») analogue à celui des abeilles et des fourmis. *Le déplacement est stéréotypé, il emprunte en sens inverse une voie parallèle au vol préalimentaire, quel que soit le paysage environnant.*

## B. — MIGRATION APRÈS PONTE

Des femelles capturées au cours des migrations crépusculaires de ponte ont été placées sous des filets (fig. 15). Elles s'enterrent pour déposer leurs œufs puis elles apparaissent en surface où elles sont retenues par le tissu. Différents lots ont fait l'objet de lâchers peu de temps après avoir été repris.

1<sup>o</sup> Foyer simple de Rouffach (1956).

Femelles provenant des vols de ponte en direction W des 11 et 13 mai. Après la ponte sous filet, lâcher en site symétrique (en D) à 250 m de la lisière.

*Expérience 46* (fig. 17), 17 mai.

Ciel clair ; beau soleil ; 9 h 20  $t = 17^{\circ}6$  ;  $h = 76^{\circ}$  ; vent S 140 m/mn.

Femelles reprises sous filet 1 heure auparavant.

20 départs de 11 h 45 à 12 h 30 : 6 vers la forêt (située à l'W) dont 1 seule directement et très haut, les 5 autres après des spires d'orientation. Une au S, 2 au N.

11 vont dans le secteur E entre le N-NE, et le SE. Malgré le vent violent soufflant du S, le sens a été pris après un nombre de tours variables selon les individus.

2 femelles prises au hasard dans le même lot avaient les ovaires vides, elles avaient donc déjà pondu.

*Expérience 47*, 20 mai (fig. 17).

Ciel clair, soleil ;  $t = 13^{\circ}$ ,  $h = 77$  à 9 h 40 ;  $t = 16^{\circ}$  à 10 h 30 ; vent N inégal 160 m/mn.

Femelles reprises depuis 24 heures des mêmes filets que exp. 46.

24 départs : de 10 h 35 à 11 h 45, 5 vers la forêt, 4 vers l'E, 12 vers le SE, les 3 dernières vers le S-SE et le S. Les insectes sont déportés par le vent soufflant violemment du N, comme le montrent les trajectoires.

L'orientation a été prise après un nombre variable d'orbes comparable à ce qui a été observé en exp. 46 mais le résultat est plus homogène.

*Expérience 48*, 20 mai (fig. 17).

Même heure que 47, femelles du même lot que 46, c'est-à-dire reprises depuis 3 jours.

13 départs : 1 va vers la forêt après être montée très haut (10-20 m) et fait quelques spires. Toutes les autres, déportées par le vent, vont en sens inverse

entre l'E et le S. En général, l'orientation a été prise plus rapidement qu'en 46 et 47, après quelques spires ou zigzags.

*Expérience 49* (de contrôle), 20 mai (fig. 17).

En même temps que les opérations nos 47 et 48. Lâchers dans le site d'origine (*F*) à 250 m de la forêt.

5 femelles prélevées dans chacun des lots 47 et 48 sont allées toutes rapidement à l'E vers la lisière, luttant contre le vent qui déportait vers le S. Elles ont effectué beaucoup moins de spires de recherche que lors des dépaysements où il pouvait y avoir conflit entre l'aspect des lieux et l'orientation.

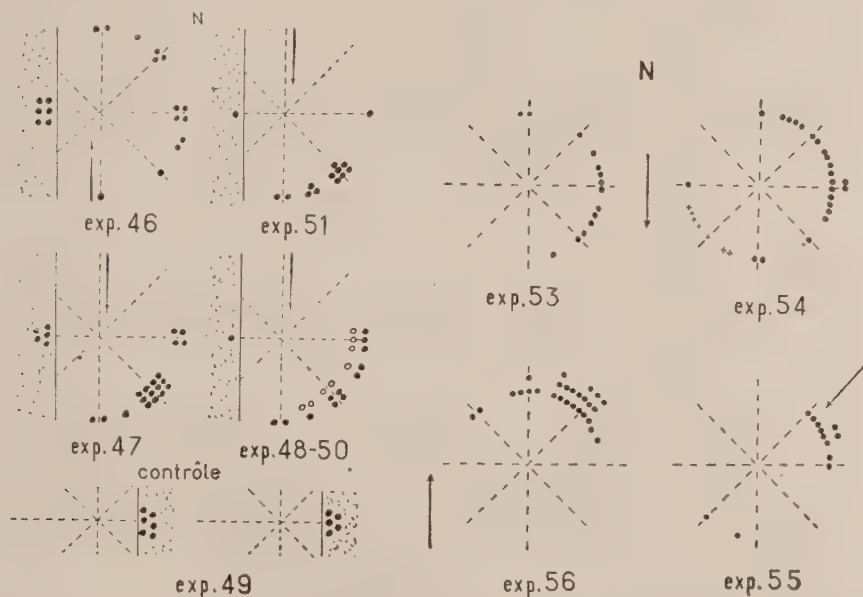


FIG. 17. — Déterminisme de la direction de la migration après ponte. Les bêtes capturées sous filets reprennent la direction choisie au cours de la migration préalimentaire, même si cela les éloigne de la forêt (Rouffach, 1956). Le cas échéant, elles luttent contre le vent (marqué par une flèche). Les directions prises sont les mêmes que celles des témoins capturés au cours du vol après la ponte (*exp. 50* et *54*). (Le signe + (*exp. 54*) indique les directions prises par des témoins qui s'orientaient vers le SW, alors que les autres ont été pris dans un site où les vols après la ponte se faisaient vers l'E et le NE.)

*Expérience 50* (de contrôle), 20 mai (fig. 17).

Femelles capturées au cours de la même matinée pendant le vol après la ponte, en direction E vers la forêt.

Lâcher de l'autre côté, en *D*, en même temps et dans les mêmes conditions que *exp. 47* et *48*. 8 envois très rapides vers l'E et le SE en luttant contre le vent et en faisant peu de spires. Mêmes directions que *47* et *48*.

*Expérience 51*, 26 mai (fig. 17).

Ciel clair, soleil ;  $t = 17^{\circ}6$  ;  $h = 67$  à 10 h 20 ; vent violent N et NW.

Femelles reprises sous filet depuis 24 heures, mais elles avaient dû sortir de terre quelques jours avant et rester emprisonnées dans le dispositif car elles avaient été mises en ponte le 18.

14 départs : de 12 h 10 à 12 h 50, 1 vers la forêt à l'W en volant très bas,

1 autre après avoir été vers le S parallèlement à la lisière pendant plus de 400 m, finit par se tourner vers la forêt à l'W. Toutes les autres cherchent à aller vers l'E, mais sont déviées vers le SE par un vent très violent venant du N.

*Expérience 52* (de contrôle), 22 mai.

Ciel couvert 5/10<sup>e</sup> ; soleil visible ; vent léger N.

Femelles capturées sous filets dans le foyer proprement dit, au début des sorties préalimentaires (4,5 et 6 mai), et mises de suite à l'état de vie ralentie à + 2° à l'obscurité. Les bêtes sont retirées du frigidaire 24 heures avant le lâcher.

28 départs de 11 h à 12 h. 1 seul se déplace vers l'E-NE, tous les autres se dirigent vers la forêt située à l'W après avoir effectué de nombreux tours dont certains en forme de 8. Ce vol lent et appliqué est effectué généralement à faible hauteur, il présente un aspect caractéristique (cf. chap. III), correspondant à une recherche après laquelle la bête se dirige vers la lisière éloignée de 250 m du côté W. Les insectes s'élèvent peu à peu pour atteindre les arbres à mi-hauteur, ils se posent et mangent de suite. 12 ont été repris après 100 à 130 m de vol.

L'expérience est renouvelée le 24 mai de 11 h 45 à 12 h 10 avec des femelles de même origine.

Soleil visible ; nébulosité 4/10<sup>e</sup> ;  $t = 22^{\circ}4$  à 11 h, vent presque nul, intermittent du NE.

10 Hannetons sur 11 présentent le même comportement que précédemment avant de se diriger vers la forêt ; ils volent cependant un peu plus haut car aucun n'a pu être repris.

La direction choisie au cours de l'exp. 52 est différente de celle adoptée dans le foyer d'origine lors des migrations préalimentaires où les insectes se dirigent vers la forêt située à l'E.

Cela confirme, s'il en était besoin, qu'il y a bien un choix exercé au cours de la toute première sortie et que la direction prise n'est pas déterminée à l'avance par des caractères héréditaires.

Les femelles ayant pondu sous filets présentent une conduite tout autre ; lâchées au même endroit, elles s'élèvent de suite jusqu'à 3 m, parfois à 10 et plus, puis elles décrivent quelques orbes moins nombreuses et qui se recoupent rarement, enfin elles s'en vont pour la plupart vers l'E en tournant le dos à la forêt. Quelques-unes cependant se dirigent vers le bois et, dans ce cas, leur comportement rappelle celui du vol préalimentaire.

2° Région de Genlis (1957).

Dans le site d'origine, à Labergement, les Hannetons avaient effectué un vol préalimentaire dirigé entre l'E et le NE. Les femelles sont récoltées au cours des migrations de ponte en direction W et SW, mises sous filets, puis reprises après le dépôt des œufs et lâchées le matin dans le site neutre de Rouvres.

*Expérience 53*, 5 mai 1957 (fig. 17).

Ciel clair ; vent N 130 m/mn ;  $t = 12^{\circ}$ .

Femelles retirées des filets les 4 et 5 mai.



14 départs : de 9 h 45 à 11 h, 11 vont entre le NE et le SE, 1 vers le S-SE, 2 vers le N. Tous effectuent un ou plusieurs tours avant de partir dans la direction choisie.

*Expérience 54* (de contrôle), 5 mai 1957 (fig. 17).

Mères capturées le soir pendant la migration après la ponte, et libérées en même temps que exp. 53 dans la plaine de Rouvres.

a) Orientation E et NE du 3 mai (Labergement).

23 départs : 15 entre le SE et le NE, 5 entre le N et le NE, 2 au S et 1 à l'W.

Au début les bêtes effectuent quelques spires et zigzags comparables au manège des femelles prises sous filet.

b) Orientation SW du 3 mai (Magny Saint-Médard).

8 départs : 7 entre le S et l'W. Directions très voisines de celle suivie au moment de la capture dans le site d'origine ; une seule va vers le SE. Manœuvres semblables à celles observées dans le lâcher précédent.

*Expérience 55*, 17 mai 1957 (fig. 17).

Ciel clair, soleil brille ; 9 h 35  $t = 14^{\circ}8$  ;  $h = 78$  ; vent N-NE 150 à 200 m/mn.

Femelles reprises sous filet le 14 mai.

12 envols entre 10 h et 11 h : 10 entre l'E et le NE, deux vers le S-SW.

Malgré le vent, orientation voisine de celle adoptée dans le site d'origine. Au départ spires et zigzags, au cours desquels les insectes sont quelquefois entraînés assez loin vers le S, ensuite ils maintiennent leur ligne de vol vers l'E. Quelquefois, une rafale emporte brusquement la bête mais celle-ci, profitant d'une accalmie, reprend sa route. Le chemin parcouru prend une allure en dents de scie.

*Expérience 56*, 15 mai 1957 (fig. 17).

Ciel clair ; 9 h 30  $t = 18^{\circ}$  ;  $h = 72$  ; vent S violent atteignant 250 m/mn à 10 h 55.

Femelles reprises sous filet les 13 et 14 mai. 27 envols de 9 h 55 à 10 h 55 : 20 partent entre l'E-NE et le N-NE, 5 vers le N, 2 vers le NW.

Au départ, les insectes décrivent une ou plusieurs spires puis, malgré un fort vent qui les entraîne vers le N, ils prennent en majorité la direction du NE. Celle-ci peut être considérée comme correspondant à la résultante entre la poussée exercée par le vent vers le N et l'effort fourni par les insectes dont le corps est orienté vers l'E.

Ces expériences, répétées un grand nombre de fois, donnent toujours le même résultat : après la ponte, 80 p. 100 des femelles libérées dans un site inconnu partent dans la *direction et le sens choisis au cours de la migration préalimentaire*, même si elles se trouvent à une certaine distance d'une lisière étendue (site symétrique) (cf. tabl.). Elles prennent leur envol *sans tenir compte de repères visuels terrestres*. Il s'agit aussi d'un déplacement stéréotypé.

*Lâchers, après ponte, dans un site inconnu.*  
*Nombre de femelles parties dans le sens du vol préalimentaire*  
*et en sens inverse.*

Orientation	Site symétrique				Site neutre			Totaux	%
	Expériences numéros :								
	46	47	48	51	53	56	55		
Sens du vol préalimentaire . . . .	14	19	12	12	11	20	10	98	80
Sens inverse du vol préalimentaire	6	5	1	2	3	7	2	26	20
Totaux. . . . .	20	24	13	14	14	27	12	124	

### C. — INFLUENCE DES VOLS SECONDAIRES

Dans un foyer simple comme celui de Rouffach, des vols de promenade mènent les individus assez loin dans le bois, mais cela ne modifie pas l'orientation prise au moment de la ponte, et après celle-ci.

Dans un foyer multiple, cette règle reste valable pour les insectes qui n'ont pas quitté le site attractif choisi au cours de la première sortie. Mais pendant la période d'alimentation, il se produit aussi des passages entre bosquets distants parfois de plus de 1 kilomètre : c'est ce que nous avons appelé *les vols secondaires* vers un autre site (II).

Quelques expériences ont été mises en route pour voir si les bêtes présentaient alors un état de réceptivité analogue à celui constaté pendant le vol préalimentaire et si la direction prise vers la nouvelle lisière pouvait supplanter l'orientation précédemment acquise.

*Expérience 57, Rouffach, 14 mai 1956.*

Ciel clair, soleil ;  $t = 18^{\circ}$  à 11 h 30 ; vent violent N 200-250 m/mn.

Hannetons presque tous du sexe mâle, capturés sur les arbres de la lisière et relâchés peu après, de part et d'autre de la forêt, à 250 m environ de celle-ci.

Au lieu d'origine *F*, sur 24 individus, 13 regagnent le bois situé à l'E, 4 vont à l'opposé, 7 se posent non loin du lieu de départ.

Au site de dépaysement *D*, sur 16 insectes, 11 vont vers la lisière, cette fois placée à l'W, 2 poussés par le vent vont au S et au SW, 3 se posent à proximité du point d'envol.

Les Hannetons prélevés sur les arbres ont donc été attirés par la lisière la plus proche, vers laquelle ils se rendent assez rapidement après quelques spires et zigzags, quelle que soit l'orientation du nouveau site attractif.

*Expérience 58, Rouffach, 16 mai 1956 (fig. 18).*

Ciel clair, soleil ; vent presque nul.

Nombreux Hannetons récoltés en lisière en fin de matinée, puis relâchés peu après de l'autre côté, en *D*, à 350 m en avant de la forêt.

Les bêtes prennent leur envol en faisant généralement de nombreuses spires, sauf quelques femelles prêtes à pondre qui se posent rapidement et s'enfoncent dans le sol.

Beaucoup d'insectes se dirigent vers le bois situé à l'W, 2 femelles et 34 mâles sont ainsi repris.

Ils sont *transportés à nouveau au foyer d'origine* où ils sont libérés à 250 m de la lisière de capture.

22 partent presque directement vers l'W, le NW ou le SW, ils s'éloignent de la forêt en reprenant la direction qu'ils avaient prise au moment de leur dernier petit vol dans le site de dépaysement.

7 seulement retournent vers le bois, les 7 autres se dirigent vers le N ou le NE.

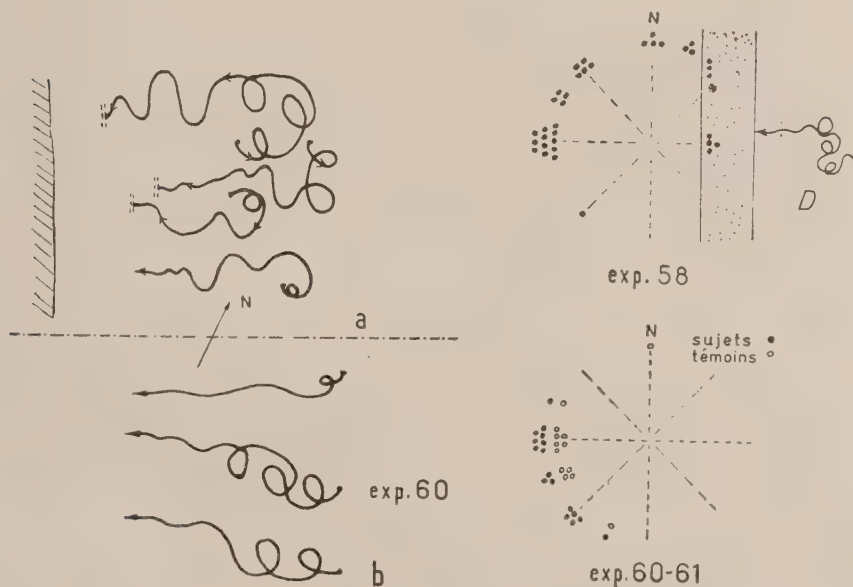


FIG. 18. — Influence des vols secondaires. La direction d'un vol secondaire peut être retenue momentanément (*exp. 58*, Rouffach). Cependant, cela n'influence pas la direction prise au moment de la migration de ponte (*exp. 60*, Genlis), celle-ci reste la même que celle des témoins (*exp. 61*) (bêtes élevées sans avoir subi de vols secondaires). Les trajectoires (*exp. 60*) indiquent en *a* l'attraction exercée par les lisières sur des bêtes capturées pendant la période d'alimentation. Cependant, cela reste sans influence sur le vol de ponte à venir *b*.

*Expérience 59*, Rouffach 8 et 9 mai 1956.

Ciel clair, soleil.

Comme dans l'*exp. 58*, les insectes sont récoltés sur la lisière le matin, puis orientés artificiellement vers l'E par un lâcher effectué à 350 m de la forêt.

Au cours de la même matinée les individus repris (des 2 sexes), sont à nouveau libérés dans une clairière. Ils repartent presque tous vers l'E bien que la bordure la plus proche soit alors située à l'W. En outre, le 8 mai, ils répondent positivement à l'expérience du miroir en s'orientant selon l'image du soleil (cf. *exp. 79*).

*Expérience 60*, Genlis, 1957 (fig. 18).

Insectes récoltés le 25 avril en bordure de la forêt de Labergement, maintenus à jeun pendant 2 et 3 jours, puis relâchés à 15 km de distance, à 200 m



d'un bois (Magny-Saint-Médard). La nouvelle lisière est disposée de façon presque symétrique par rapport à la première et pour s'y rendre les bêtes doivent voler dans la même direction, mais en sens inverse.

a) *Lâchers et reprises* (Vols secondaires inverses).

27 avril 1957, 10 h 45, ciel légèrement voilé se couvrant par la suite, soleil seulement au début de l'opération ;  $t = 18^{\circ}$ ,  $h = 70$  ; vent fort NE 173 m/mn.

Le vent pousse les insectes vers la lisière orientée N-NW, S-SE. Une cinquantaine de femelles sont lâchées, 5 se posent rapidement, 5 autres tournent dans tous les sens avant de prendre une route définie ; les 2/3 du reste, aidés par le vent, vont vers la forêt (28) en direction S-SW. Il est repris 11 bêtes mises de suite en élevage en plein air.

28 avril : 10 h 30, ciel clair, soleil brille,  $t = 15^{\circ}4$ ,  $h = 80$  ; vent faible S 68 m/mn.

Conditions atmosphériques plus favorables que la veille, en fin de matinée le vent devient changeant et atteint 110 m/mn.

60 femelles sont lâchées, une quarantaine volent vers la lisière, en direction SW et S-SW, 18 sont rattrapées et mises en élevage comme les précédentes. D'après quelques dissections, les femelles sont à tous les stades de l'ovogenèse.

b) *Lâcher de ponte*, Rouvres, 8 mai 1957.

Au bout d'une dizaine de jours les insectes, prêts à pondre, sont libérés dans la plaine de Rouvres, où aucun site attractif ne peut les influencer (cf. exp. 26).

Ciel clair, dégagé, soleil toute la matinée.

9 h 50  $t = 9^{\circ}2$  ;  $h = 65$  ; vent faible NE irrégulier de l'ordre de 35 m/mn.

12 h 20  $t = 12^{\circ}4$  ;  $h = 55$ .

23 départs tous vers le secteur W et SW dont 1 se pose près du point d'envol et 5 à 50 m après plusieurs spires. Les 17 autres (indiqués sur la fig.) font également 3 à 5 tours avant de partir en zigzags dans une direction définie.

7 femelles sont reprises, elles sont pleines d'œufs déjà très mûrs, sauf une dont l'ovogenèse est un peu moins avancée. Il s'agit bien d'un vol de ponte.

*Expérience 61* (de contrôle). Rouvres, 8 mai 1957 (fig. 18).

Lot témoin récolté aussi le 25 avril en forêt de Labergement et élevé dans les mêmes conditions que les bêtes soumises aux opérations de l'exp. 60. Lâcher à Rouvres au moment de la ponte.

15 départs presque tous vers l'W et le SW, y compris deux individus qui se posent à moins de 50 m.

Il n'y a pas de différence significative dans le comportement, ni dans les directions prises par 60 et 61. Les pondeuses de 60 n'ont pas été influencées par un vol de 150 m environ, effectué en sens inverse du vol préalimentaire au milieu de la période de nourrissage.

### Conclusions.

Dans les expériences 58 et 59, la nouvelle direction est conservée par les individus des deux sexes dépaysés quelques minutes après leur reprise en plein vol, cela les amène à s'éloigner de la lisière la plus proche. *Le maintien de la direction intervient donc dans tous les cas d'interruption*

d'un vol, même s'il s'agit d'un déplacement secondaire. Cette faculté ne joue plus lorsque le stimulus a cessé, c'est-à-dire lorsque l'insecte a atteint le but visuel proposé ou satisfait un besoin physiologique (nourrissement).

Pendant un vol secondaire, la réaction immédiate des femelles est semblable à celle des mâles, mais cela est sans conséquences pour leur conduite future. Pour elles, *la direction prise au cours du vol préalimentaire restera prédominante pour les vols de reproduction* et, malgré un déplacement ultérieur effectué vers un autre site, la migration de ponte aura toujours lieu en sens inverse de la toute première sortie.

### III. — CARACTÈRES DU PREMIER ENVOL (Vol primaire)

La migration pour la ponte et le déplacement qui suit le dépôt des œufs tiennent compte tous deux de la direction choisie par le Hanneton au cours de la sortie préalimentaire. Il importe donc d'étudier de près ce premier vol, que nous appellerons *Vol primaire*, en vue de préciser de quelle manière une certaine direction peut devenir prépondérante.

Au début d'avril 1957, un peu avant les grandes sorties de la région de Dijon, il était possible, en suivant les labours, de ramasser un grand nombre de Hannetons encore enfouis dans le sol. Ceux-ci se dégagent facilement dans une terre bien ressuyée dont les mottes se brisent après le passage de la charrue. Certains ont été maintenus au repos en chambre froide à 4° dans des récipients pleins de terre, pendant que d'autres étaient placés en élevage en plein air, sans avoir effectué de vol préalimentaire.

#### A. — VOL PRIMAIRE PRÉALIMENTAIRE

##### *Conditions d'envol.*

Les insectes déposés en chambre froide ont été retirés au fur et à mesure des besoins pour étudier leur comportement. Toutefois, bien que l'examen de l'appareil reproducteur des femelles indiquât la fin de la diapause <sup>(1)</sup>, les bêtes n'étaient pas encore aptes à prendre leur envol.

Placées au soleil, elles cherchent pour la plupart à s'enfoncer dans le sol, elles se groupent toutes vers le point le plus bas, même si celui-ci est le plus fortement éclairé. Les insectes pénètrent encore dans une couche de terre de 3 cm d'épaisseur, même si elle est maintenue sur un plan incliné de 20 ° au-dessus de l'horizontale. Il se produit dans ce cas un curieux phénomène de manège ; les bêtes en progressant arrivent à sortir du milieu souterrain formé par une tranche de 10 cm de large, elles le traversent à nouveau en descendant pour y remonter ensuite jusqu'à ce qu'elles s'im-

(1) Nous remercions vivement M. HURPIN de nous avoir fait parvenir des lots d'insectes dont il avait précisé par dissection l'état de développement des ovaires.

mobilisent dans les particules terreuses (fig. 19). La remontée du plan incliné s'observe également à l'obscurité complète. Le réflexe de fouissement est prédominant, le *thigmotactisme l'emporte sur le géotactisme*.

Pour soumettre les Hannetons aux expériences, il est donc nécessaire de les laisser enterrés pendant quelque temps à 18-20° et d'attendre qu'ils soient physiologiquement prêts, ce qui se traduit par leur apparition en surface.

*Comportement des deux sexes.*

Le vol préalimentaire n'est pas le même selon les sexes. A 120 m d'une lisière, les femelles effectuent d'abord dans tous les sens, à moins de 50 cm au-dessus du lieu de départ, 4 à 7 spires lentes et serrées, se recoupant parfois en huit, le diamètre de ces orbes est toujours faible (0,5 à

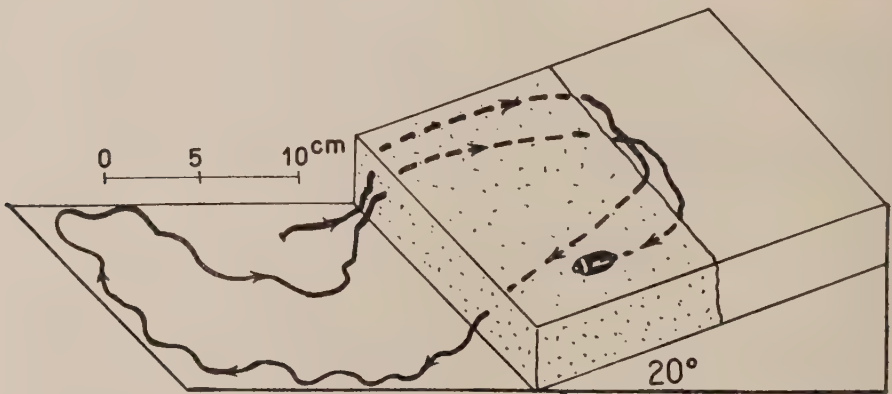


FIG. 19. — Les Hannetons encore en diapause ne sont pas aptes à prendre leur envol. Ils cherchent à s'enfoncer dans le sol, même si la terre est maintenue sur un plan incliné de 20° au-dessus de l'horizontale.

2 m). Durant cette phase le corps se maintient plus ou moins dressé et la face ventrale regarde vers l'extérieur. Ensuite, l'insecte s'élève à 2 et 3 m pour effectuer encore quelques tours plus amples avant de gagner le site attractif, d'abord en zigzags, puis en ligne droite (fig. 20).

Dans les mêmes conditions, le mâle se montre plus vif, il n'exécute pas les rondes de la première catégorie auxquelles F. SCHNEIDER, qui les attribuait aux deux sexes, a donné le nom significatif de « Rundflug » (25), il prend de suite de la hauteur (2 à 3 m) et se dirige vers la forêt après 3 à 4 orbes.

Cette différence fondamentale est probablement en rapport avec le comportement ultérieur des animaux. La *phase préliminaire*, lente et appliquée du premier vol des femelles doit retenir toute notre attention, elle correspond peut-être à la mise en activité d'organes sensoriels très spécialisés (<sup>1</sup>).

(<sup>1</sup>) Les femelles dont le vol est interrompu après la phase préliminaire repartent plus rapidement selon un comportement analogue à celui des mâles (fig. 21, exp. 64).



Viennent ensuite la recherche du site et le vol vers celui-ci, conduites communes aux deux sexes qui se montrent capables de retenir la direction prise au cours du vol préalimentaire. Arrêtées en cours de route, la plupart retrouvent rapidement leur ligne de vol les jours suivants dans un site inconnu, à une heure différente.

La faculté d'orientation présente cependant des modalités plus complexes chez les femelles dont le « psychisme » est imprégné pour toute leur existence : la direction choisie détermine celle des migrations ultérieures (ponte et après ponte).

#### *Orientation expérimentale.*

Diverses expériences ont été entreprises en vue de faire acquérir une direction déterminée à des imagos immatures n'ayant pas encore effectué le vol préalimentaire. Les essais se déroulèrent à contre-saison.

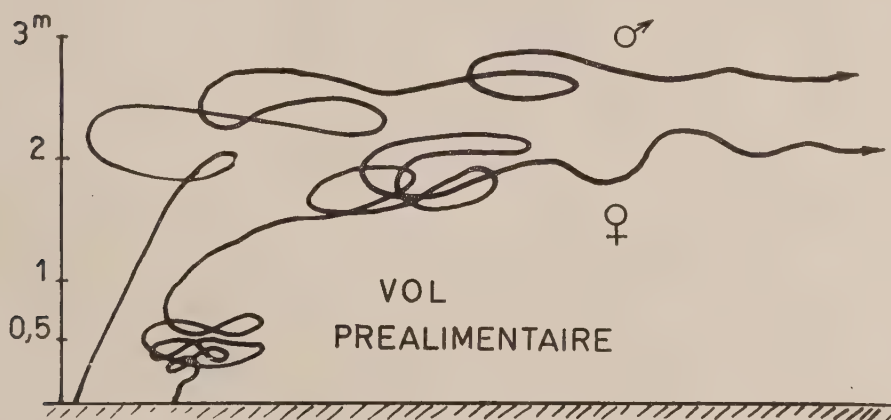


FIG. 20. — Au premier envol une différence apparaît dans le comportement de chaque sexe. La femelle effectue à 50 cm de terre un manège caractéristique.

Les Hannetons récoltés au cours de l'hiver dans le sol (mi-décembre, près de Beauvais (Oise) par M. HURPIN, mi-janvier dans la région de Genlis (Côte-d'Or)), par sondages ou derrière labours, ont été maintenus au repos en terre à  $+ 3^{\circ}$ , puis transportés dans un laboratoire à  $15-20^{\circ}$  jusqu'à leur apparition en surface.

Au cours de matinées ensoleillées de janvier et février, les individus étaient réchauffés à l'aide de rayons infra-rouges qui les incitaient à prendre leur envol, malgré des températures extérieures relativement basses, parfois voisines de  $2^{\circ}$ . Dans ces conditions, les rares insectes retirés directement du frigidaire, et qui se décidaient à s'envoler, se posaient rapidement après un trajet très court. Au contraire, ceux qui étaient remontés d'eux-mêmes en surface partaient plus rapidement en se dirigeant vers le site attractif après les spires caractéristiques du vol préalimentaire.

*Expérience 62*, Rouffach, 28 janvier 1957 (fig. 21).

Ciel clair, soleil brille ; 11 h 30  $t = 7^{\circ}2$  ;  $h = 95$  ; vent S assez violent.

Une femelle et un mâle lâchés à 150 m de la lisière *F*, sont repris après un parcours de 100 et 200 m vers la forêt. Une heure environ après leur capture, ils sont libérés à nouveau en *D* à 250 m de l'autre côté du bois, en faisant intervenir encore les radiations infra-rouges (12 h 45  $t = 8^{\circ}$ ,  $h = 90$ ).

Ils partent tous les deux à l'opposé des arbres dans la direction choisie un peu plus tôt.

Le mâle est repris et mis au repos à 3°. Il est relâché 5 jours plus tard à Rouffach en *D*.

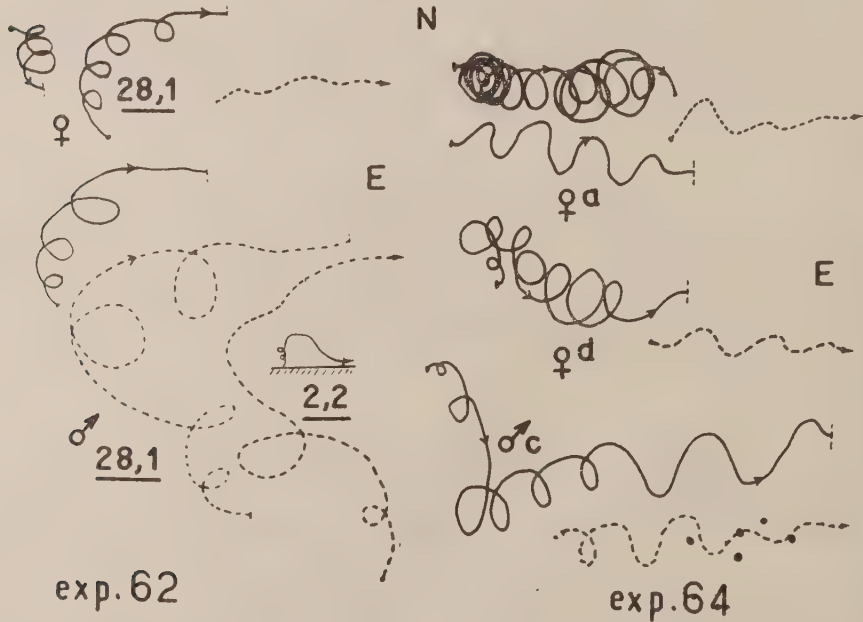


FIG. 21. — Les Hanneçons immatures à jeun, orientés expérimentalement à contre-saison, se comportent comme pendant un vol préliminaire normal. Ils ont déjà fixé leur orientation après avoir effectué un vol de 100 m comme le montrent les trajectoires des lâchers de dépaysement indiquées en traits interrompus (Rouffach, 1957).

2 février 1957, le soleil chaud (12 h 15  $t = 18^{\circ}$ ) permet à l'insecte de s'animer, il monte jusqu'à 10 m de haut et file encore selon la direction primitive en tournant le dos à la forêt.

*Expérience 63*, Rouffach, 4 février 1957.

Ciel clair, soleil vif ; 10 h 30  $t = 10^{\circ}2$ ,  $h = 78$  ; vent S violent.

Deux mâles et une femelle partent vers l'E après avoir reçu des rayons infra-rouges, ils sont repris.

2 heures après, un mâle seulement prend son envol dans le site de dépaysement *D* en allant vers l'W sur la lisière proche. Il avait été capturé après une course de 70 m seulement, ce qui est sans doute trop faible.

*Expérience 64*, Rouffach, 4 mars 1957 (fig. 21).

Ciel clair, soleil ; 10 h 30  $t = 12^{\circ}$  ;  $h = 50$  ; vent SW très faible.

Deux femelles et deux mâles partent sans qu'il soit nécessaire de recourir aux infra-rouges.

La femelle *a* se pose à 40 m après avoir dessiné des spires de recherches très nombreuses, elle est déjà orientée, car elle repart ensuite presque directement vers la lisière.

Trois bêtes sont reprises, puis relâchées en fin de matinée de l'autre côté de la forêt en *D*. Elles retrouvent toutes la direction *E* ce qui leur fait tourner le dos au bois. Les envols ont lieu respectivement 50, 80 et 135 minutes après les

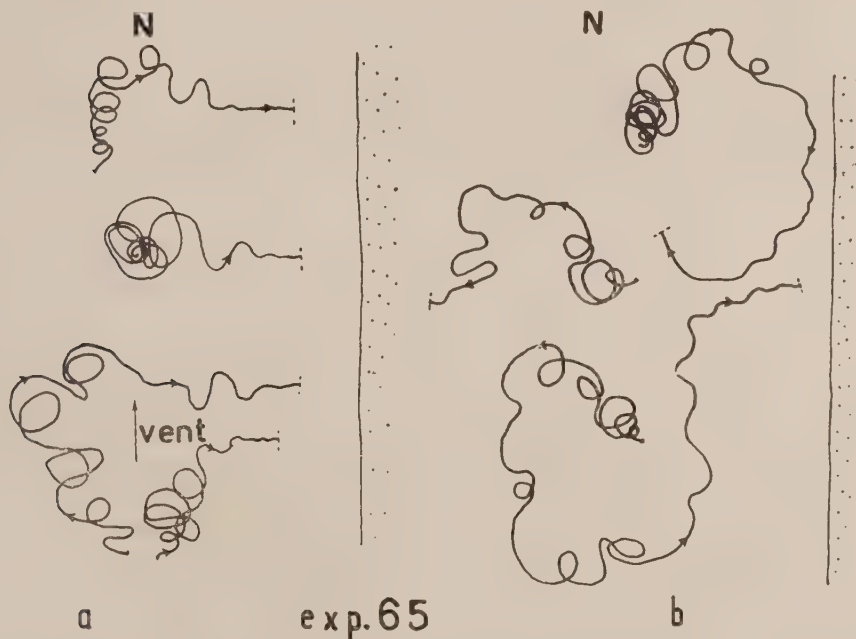


FIG. 22 (*exp. 65*). — Les femelles immatures nourries en cage, et lâchées au bout d'un certain temps, effectuent toutes le manège caractéristique de l'envol primaire préalimentaire. Les bêtes en cours d'alimentation se dirigent ensuite vers le site attractif (*a*) ; les femelles prêtes à pondre restent indifférentes au paysage et partent dans toutes les directions (*b*).

captures ; cela n'empêche pas les Hannetons de repartir tous les trois dans la même direction. La femelle *d* avait été reprise à 100 m en ligne droite de son point de départ. Cette distance semble être suffisante à l'orientation.

Les insectes se sont comportés comme s'ils avaient été capturés au cours d'un vol préalimentaire normal, ils maintiennent leur direction après dépaysement dans l'espace s'ils ont effectué un vol de 100 m au moins.

## B. — VOL PRIMAIRE DE FEMELLES DÉJÀ ALIMENTÉES

*Expérience 65*, Genlis, 1957 (fig. 22).

Des imagos récoltés derrière labours sont placés en élevage en plein air au milieu du mois d'avril, sans avoir pu effectuer de vol préalimentaire. Les



femelles, mises en liberté les 10-13-14 et 15 mai à 120 m de la lisière de Laberge-ment, sont reprises après un parcours assez long, puis sacrifiées afin de déterminer l'état de leurs ovaires.

*Dans tous les cas, les insectes décrivent d'abord plusieurs spires basses et lentes rappelant le début caractéristique du vol préalimentaire, puis ils s'élèvent en faisant des tours plus vastes.*

Les femelles dont l'ovogenèse est peu avancée (premier cycle, ou début d'un second cycle après ponte dans la cage), se dirigent alors en majorité vers la lisière (11 sur 14) (fig. 22 a).

Au contraire, les 12 pondeuses restent indifférentes au site : elles vont dans tous les sens faisant parfois de grands détours, mais elles ne cherchent pas à fuir le massif forestier, ni à se maintenir dans une direction privilégiée (fig. 22 b).

Des mères prêtes à pondre et d'autres arrivant en forêt avaient été capturées au cours des vols des soirs précédents afin de les utiliser comme témoins. Elles présentent en effet un comportement très différent. Leurs départs sont plus rapides et elles montent de suite plus haut avant de reprendre leurs directions respectives.

### Conclusions.

*Le premier vol des femelles présente toujours la même phase préparatoire caractéristique, quel que soit leur état physiologique.* Il s'agit bien d'un phénomène primaire et celui-ci précède l'orientation proprement dite, non seulement dans le cas d'un vol préalimentaire, mais aussi chez des bêtes déjà nourries et accouplées. Il se manifeste encore chez des individus prêts à pondre dont c'est aussi le premier départ, bien que ces derniers ne cherchent pas ensuite à prendre une direction privilégiée.

Toute cette mimique (position semi-dressée, tours décrits lentement) contribue peut-être à mettre en état de réceptivité le dispositif psychophysiologique de la mémoire de longue durée, propre aux femelles, sans doute celui qui permet d'inverser le sens du vol au moment de la ponte, puis de le retrouver après le dépôt des œufs. A ce stade préparatoire succède, le cas échéant, le choix du site attractif accompagné de l'imprégnation du « psychisme » par la direction choisie.

## IV. — INFLUENCE DE QUELQUES FACTEURS EXTERNES

### A. — ENVIRONNEMENT (Écran de fumée)

D'après nos expériences de dépaysement, la direction prise au départ d'un vol interrompu est indépendante du paysage environnant, il en est de même à l'envol pour la ponte et après celle-ci.

Toutefois, en masquant une forêt à l'aide d'un rideau de fumée (Genlis, 1950 et Rouffach, 1953) (4-7), nous avons montré qu'il était possible de modifier la trajectoire d'un vol préalimentaire mais non celle

d'un vol de ponte. Nous avons repris ces études à Rouffach (1956) et à Genlis (1957) en vue de préciser le rôle joué par le site.

*Expérience 66*, Genlis, 21 avril 1957. Migration préalimentaire.

Ciel clair,  $n = 0$  ; vent N et N-NE de l'ordre de 50 m/mn.

19 h 57, début du vol ;  $t = 13^{\circ}6$  ;  $h = 58^{\circ}$ .

20 h 03, mise en route d'un pot fumigène à 30 m de la lisière NS et à 100 m de l'extrémité de la forêt.

Le nuage n'est pas très dense car le vent est faible. Quelques Hannetons cherchent à traverser l'écran de fumée mais le plus grand nombre le longe ou même se rend directement vers le point d'émission au-delà duquel la lisière est toujours restée visible. Ce comportement confirme nos observations antérieures.

Un certain nombre de Hannetons des deux sexes, qui allaient vers la forêt en direction E, avaient été capturés avant la mise en œuvre du fumigène et enfermés dans une cage. Ils sont alors libérés devant le nuage ; ils ne cherchent pas à le longer mais partent en direction E, quitte à le traverser ou à monter au-dessus. Les insectes ont donc repris la direction du vol interrompu, ils sont allés directement vers le site qui les attirait quelque temps auparavant et qu'ils ne voient plus.

En plein vol, au contraire, le guidage visuel était prédominant et les bêtes avaient abandonné le site dès son masquage.

*Expérience 67*, Rouffach, 13 mai 1956. Migration après ponte.

Ciel clair,  $n = 0$  ; vent N 70 m/mn.

Vol de ponte important de 20 h à 20 h 30.

Le vol après ponte débute vers 20 h 15.

20 h 30, mise en marche de 2 pots fumigènes à 100 m en avant de la lisière.

Les bêtes, encore éloignées du nuage, continuent à voler jusqu'à lui dans la même direction, hésitent, certaines cherchent à le traverser en profitant des trous pour aller de l'autre côté. La plupart le longent en volant lentement.

Certaines femelles parvenues à l'origine des fumées poursuivent leur course en ligne droite. D'autres obliquent aussitôt vers le bois. Quelques-unes enfin, qui sans doute n'étaient pas orientées au moment de la formation du nuage, vont directement vers le point d'origine, c'est-à-dire vers la partie encore visible de la forêt.

Un Hanneton se pose près du lieu d'émission, après avoir longtemps longé le rideau de fumée. Il est capturé, puis relâché peu après devant l'écran vers lequel il se rend après avoir décrit une spire. Finalement, il le traverse reprenant ainsi la direction primitive, *l'insecte n'a donc pas été influencé par la course faite en bordure du nuage*.

*Expérience 68*, Genlis, 9 mai 1957 (fig. 23) migration après ponte.

Ciel clair au couchant, nuageux,  $n = 8/10$  ; 19 h 45  $t = 12^{\circ}8$  ;  $h = 73^{\circ}$  ; vent S 70 m/mn.

Le vol de ponte, commencé à 19 h 50, s'achève vers 20 h 20.

20 h 15, début des arrivées en forêt après ponte, des mâles se trouvent mêlés aux femelles.

20 h 20, vent SE 75 m/mn ; un pot fumigène est allumé à 120 m au S-SW de l'angle de la forêt.

Les insectes volent lentement vers le bois entre l'E et le NE.

Après émission des fumées, la plupart longent le nuage à quelque distance en allant au SE vers le pot fumigène. Au-delà, ils continuent à voler dans cette

nouvelle direction qui les conduit vers une lisière plus éloignée. Quelques isolés s'arrêtent devant l'écran, hésitent et passent par-dessus. D'autres le traversent lorsque, insuffisamment dense, il ne masque plus la forêt proche.

De nombreux Hannetons des deux sexes sont capturés à l'extrémité du nuage qu'ils viennent de côtoyer ; ils sont aussitôt relâchés un peu plus loin, à 15 m en avant de l'écran. Ils partent alors tous entre l'E et le NE, dans la direction suivie avant l'émission de la fumée, ils se heurtent aussitôt à l'écran, s'élèvent et passent au-dessus. Le chemin parcouru immédiatement avant la capture, en bordure de la fumée (vers l'autre lisière en direction SE), ne les a pas influencés. Ils ont tous repris la trajectoire orientée qu'ils avaient au moment de l'apparition de l'écran, en se guidant uniquement sur des repères indépendants du paysage.

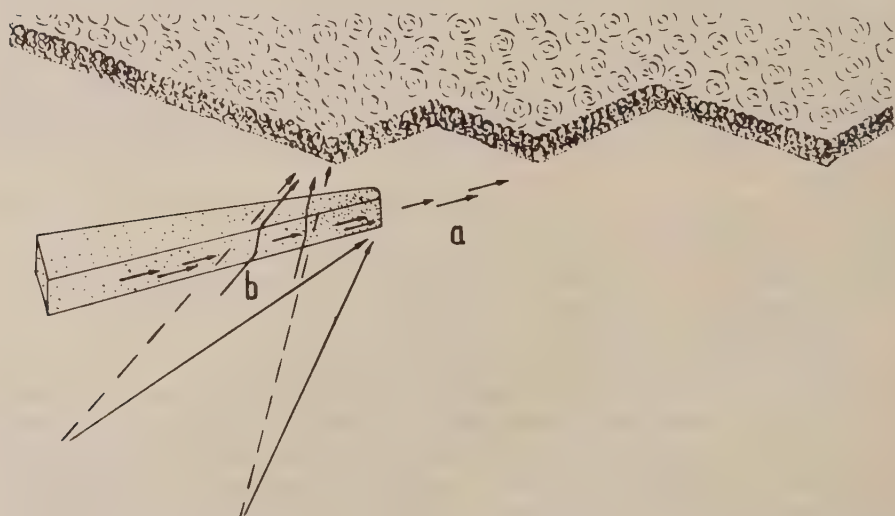


FIG. 23 (*exp. 68*, Genlis, 1957). — Un écran de fumée qui masque la lisière d'arrivée modifie la direction de la migration après ponte. Les bêtes se dirigent alors vers le site attractif le plus proche. Cependant, si elles sont capturées à ce moment-là en *a* et relâchées en *b* à quelques mètres du nuage, elles reprennent la direction caractéristique de la migration sans tenir compte du paysage, ce qui les amène à buter contre la fumée et à passer au-dessus sans modifier leur direction (en traits interrompus : la direction suivie avant la mise en place de l'écran).

Après la ponte, l'insecte part selon la direction et le sens de la migration préliminaire. Il se maintient dans cette voie stéréotypée si cela le conduit vers un site, même si celui-ci n'est pas le plus proche (c'est-à-dire vu sous le plus grand angle). Cependant, il ne se déplace pas en aveugle et il se montre capable de choisir un autre but si l'objectif vient à disparaître. Ce nouveau choix n'affecte en rien le « souvenir » du vol préliminaire qui reprendra le dessus si la nouvelle trajectoire est interrompue.

### Conclusions.

Il ne semble pas y avoir de différences significatives entre les réactions des Hannetons qui se rendent vers une forêt (vols préliminaires, vols après ponte, déplacement des mâles). Dans tous les cas, le masquage provoque en cours de vol une régulation se traduisant par un changement



d'itinéraire dû à l'abandon du site devenu invisible en faveur d'un nouveau centre attractif, mais cela n'a pas modifié l'imprégnation du psychisme. Aussi, à la reprise du vol interrompu, les insectes des deux sexes partent dans la direction primitive, quel que soit l'aspect du paysage. Cela les amène alors à passer au-dessus de l'écran de fumée. Dans cette dernière phase, les insectes réagissent de la même manière que dans nos expériences de dépaysements dans une enceinte ou dans un site inconnu. Ainsi, pour les venues en forêt, le Hanneton en vol garde le contrôle de sa direction, il est toujours en relations visuelles avec le site et il peut changer sa trajectoire, si celui-ci se modifie profondément. Toutefois, ces variations ne paraissent pas susceptibles d'influencer l'impression reçue la première fois.

Au contraire, comme nous l'avons montré, les femelles ne tiennent pas compte des alentours pendant la migration de ponte, leur parcours est intangible, et elles buttent devant l'écran de fumée au-dessus duquel elles passent rapidement sans modifier leur direction. (7)

Les vols des mâles sont tous de même nature, leur comportement se rapproche de celui des femelles au cours de la sortie préalimentaire. Mais le phénomène se renouvellera à chaque déplacement, sans que l'individu en soit imprégné pour toute son existence.

## B. — RYTHME DE L'ÉCLAIREMENT

Des insectes en cage sont maintenus dans des box dont l'éclairage présente un décalage sur le jour normal. La lumière est fournie par un groupe de trois lampes fluorescentes fonctionnant sur courant alternatif. Les intensités lumineuses reçues sur le dessus de chacun des deux modèles de cage, sont respectivement de 2 700 et de 1 050 lux. L'obscurité succède brusquement à la lumière sans crépuscule artificiel.

### *Expérience 69.*

Dans une première série un groupe « avance » est éclairé de minuit à midi, un groupe « retard » de midi à minuit. Un autre est laissé en permanence à l'obscurité. Dans tous les cas la température est alternée.

Ces conditions rompent immédiatement l'activité rythmique du Hanneton, il n'y a plus de vols d'ensemble dans les cages à l'heure du coucher du soleil ; ni même pendant la période d'éclairage au cours de laquelle les insectes mangent, mais se déplacent peu, si ce n'est parfois pour voler vers le haut des cages où ils sont attirés par la lumière.

Les femelles récoltées au cours du vol préalimentaire du 17 avril 1957 au soir (foyer de Labergement, direction d'arrivée E et NE) puis élevées dans les conditions définies ci-dessus ont été relâchées le matin des 3 et 5 mai au moment de la ponte.

Dans le groupe maintenu à l'obscurité très peu de feuilles avaient été consommées et le développement fut très lent. Les insectes partent difficilement.

Les autres groupes donnent des résultats difficiles à interpréter quoique beaucoup de bêtes soient parties en sens inverse du vol préalimentaire.

Les essais sont repris avec des femelles capturées au vol de ponte et sou-mises pendant quelques jours à un éclaircissement commençant 6 heures en avance par rapport au lever du soleil et s'arrêtant 6 heures avant la tombée du jour. Dans ce cas, les cages sont éclairées de 22 heures à 14 heures.

*Expérience 70*, Rouvres, 18 mai 1957.

Pondeuses récoltées le 14 mai au soir, en direction W et SW (Labergement) placées dans ces dispositifs du 16 mai à 16 heures jusqu'au 18 mai à 9 heures, puis libérées dans le site neutre de Rouvres.

15 bêtes prennent leur envol, elles se comportent à peu près comme les

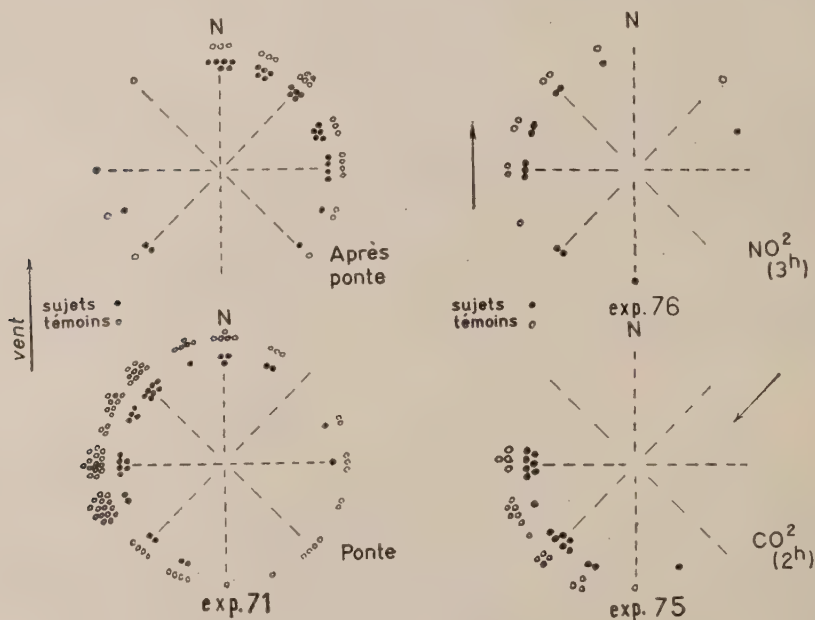


FIG. 24 (*exp. 71*). — Des femelles pondeuses et des mères après la ponte n'ont pas modifié leur direction après avoir été soumises pendant 4 jours à un rythme décalé d'éclaircissement. Il en est de même pour des pondeuses placées 2 ou 3 heures dans une atmosphère de gaz carbonique (*exp. 75*) ou de bioxyde d'azote (*exp. 76*). Dans tous les cas, ces Hanneçons se comportent comme les témoins qui ont été simplement dépayés.

témoins capturés en même temps ou comme ceux pris le 16. 3 cependant vont au SE en direction du soleil, une à l'E, une au NE.

*Expérience 71*, Rouvres, 21 mai 1957 (fig. 24).

Bêtes saisies aux vols crépusculaires du 17 mai (pondeuses et retours de ponte), placées du 17 à 21 heures jusqu'au 21 à 9 heures du matin dans le même dispositif et lâchées au même endroit que *exp. 70*.

Ciel changeant, plus ou moins couvert, soleil parfois voilé mais souvent visible à travers les nuages, petite pluie fine vers 10 h 40.

8 h 10 :  $n = 7/10^e$ , soleil brille ;  $t = 10^{\circ}8$  ;  $h = 87^{\circ}$  ; vent S 45 m/mn.

9 h 40 : ciel couvert, soleil voilé ; vent S 100 m/mn.

10 h 7 :  $n = 10/10^e$  ; ciel couvert, soleil voilé ;  $t = 15^{\circ}8$  ;  $h = 70^{\circ}$ .

11 h 45 :  $n = 3/10^e$  ;  $t = 18,8$  ;  $h = 60$  ; vent à direction variable 70 m/mn.

Dans l'ensemble les insectes partent sans difficultés effectuant parfois de nombreuses spires avant de prendre une direction déterminée. Toutefois les résultats se sont montrés irréguliers en fin de matinée, aussi il n'a pas été tenu compte des envols observés après 11 h 25.

Les Hannetons capturés alors qu'ils allaient vers la forêt entre l'E et le NE repartent encore pour la plupart vers l'E et le N (27 contre 3 vers le SW), ils se comportent comme les témoins récoltés le même soir et non soumis à un éclairage artificiel décalé (21 contre 4 dans le secteur W).

Les pondeuses se dirigent surtout vers l'W et le NW (27 contre 4 à l'E-NE) comme les mères témoins récoltées au même moment (67 contre 16).

On observe dans l'ensemble une déviation vers le N par rapport aux directions d'origine à cause d'un vent irrégulier soufflant du S.

Le décalage du rythme d'éclairement pendant 4 jours n'a donc pas modifié la direction de vol du Hanneton, contrairement à ce qui a été constaté chez *Talitrus* (23), *Tylos* (21) et *Artosa* (20).

### C. — FROID

Des Hannetons capturés pendant les vols du soir ont été soumis à des températures arrêtant complètement leur activité.

*Expérience 72*, Rouffach, 27 mai 1956.

Pondeuses-vol crépusculaire du 17 mai orientées vers l'W conservées à l'obscurité en chambre froide à  $+ 2^{\circ}$  pendant 8 jours, depuis le 19 à 14 h jusqu'au matin du 27 mai.

a) Lâcher peu après, à partir de 10 h 5, en *D*, à 250 m de la lisière.

Ciel légèrement voilé ;  $t = 19^{\circ}4$  à 10 h 45 ; vent du N 75 m/mn.

8 femelles partent en direction de la forêt vers l'W, une bête entraînée par le vent est entrée dans le bois au S-SW. Au départ les insectes effectuent un certain nombre de spires et zigzags (cela peut être interprété comme une recherche), puis ils reprennent vers l'W la ligne de vol interrompue 9 jours plus tôt.

D'autres encore prennent le départ, mais se posent trop vite pour présenter des trajectoires vraiment orientées : 2 s'arrêtent à moins de 20 m ; 2 autres à moins de 50 m vers W et SW.

b) Lâcher le même jour entre 10 h et 10 h 30 en *F* sur le lieu de capture (contrôle).

5 départs : tous s'éloignent de la forêt vers l'W, le SW et l'W-NW. 2 à 4 spires et quelques crochets avant de prendre une direction, comme dans le site de dépaysement. Une bête se pose à 80 m du point de lâcher.

Les expériences sont reprises en Côte-d'Or en 1957 : femelles capturées dans le site de Labergement pendant les vols de ponte au crépuscule en direction W et SW et portées le lendemain en chambre froide à  $+ 4^{\circ}$  à l'obscurité <sup>(1)</sup>. Libération, les jours suivants, dans le site de dépaysement de Rouvres en même temps que des témoins récoltés les soirs précédents.

<sup>(1)</sup> Nous adressons tous nos remerciements à M. MENERET, Directeur de la Station d'Amélioration des Plantes de Dijon qui a eu l'obligeance de mettre à notre disposition une chambre froide pour nos expériences.

*Expérience 73*, Rouvres, 18 mai 1957 (fig. 25).

Pondeuses arrêtées au vol du 16, mises au froid (+ 4°) le 17 à 17 h 50, retirées le 18 à 7 h 40, lâcher peu après de 8 h 20 à 9 h 30.

Ciel dégagé : à 7 h 30  $t = 10^{\circ}$  ;  $h = 93$  ; vent du N faible.

34 départs, 2 vers le NE, 32 entre le S et le NW. La plupart vers le SW, c'est-à-dire selon des trajectoires parallèles à celles observées dans le foyer d'origine. Il n'y a pas de différence avec des femelles témoins, capturées pendant la migration de ponte des 14 et 16 mai au soir (cf. exp. 41, fig. 14).

A l'envol, les insectes effectuent de une à cinq spires puis partent en ligne droite.

*Expérience 74*, Rouvres, 21 mai (fig. 25).

Pondeuses arrêtées le 17, mises en chambre froide le 18 à 15 h 45, retirées le 21 à 8 h 15. Lâcher de 8 h 55 à 11 h 30.

Ciel plus ou moins couvert (cf. exp. 71). Observations arrêtées de 10 h 10 à 11 h 15,  $n = 10/10^{\circ}$  ; à certains moments une pluie fine ; à 8 h 25  $t = 10^{\circ}$  ;  $h = 87$  ; vent S variable de 45 à 100 m/mn.

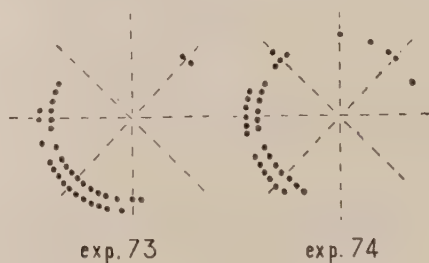


FIG. 25. — Des femelles pondeuses dont le métabolisme a été ralenti par le froid (+ 4°) pendant 14 heures (*exp. 73*) ou pendant 2 jours 1/2 (*exp. 74*) sont encore capables de retrouver la direction de vol (cf. témoins de *exp. 73* dans fig. 14, *exp. 41* et ceux de *exp. 74* dans fig. 24, *exp. 71*).

40 départs : 6 se posent rapidement à quelques mètres, 5 vont entre l'E et le N, 4 vers le NW, 25 se dirigent entre le SW et l'W-NW.

D'après des lâchers de contrôle, les mères se comportent comme les témoins, elles reprennent des orientations parallèles à celles suivies dans le site d'origine entre le SW et l'W (cf. exp. 71, fig. 24).

Ainsi les femelles pondeuses, dont le métabolisme a été réduit par le froid pendant plusieurs jours, sont encore capables de retrouver leur direction de vol.

#### D. — NARCOSE

Les Hanneçons sont placés quelque temps dans une atmosphère de gaz carbonique ou de bioxyde d'azote. L'immobilisation se produit en quelques secondes sans période d'excitation préliminaire.

Les insectes furent d'abord retenus pendant 5 et 10 minutes dans les gaz toxiques. Les pondeuses étaient capturées les soirs précédents dans deux sites présentant des orientations inverses l'une de l'autre. Relâchées



dans la plaine de Rouvres, elles sont parties comme les témoins, le matin même du traitement et les jours suivants.

Les bêtes furent alors maintenues plus longtemps dans les boîtes à gaz.

*Expérience 75*, CO<sub>2</sub>, Rouvres, 17 mai 1957 (fig. 24).

Un séjour de 3 heures dans le CO<sub>2</sub> est dangereux pour les Hannetons, dont la moitié meurt les jours suivants et dont le reste ne peut plus prendre son vol.

Les bêtes supportent un traitement de deux heures, mais elles sont incapables de s'envoler dans le courant de la même matinée. Lâchées 2 jours après, elles ont presque toutes retrouvé leur direction avec parfois de nombreuses spires élevées, c'est-à-dire tracées à 4 et 5 mètres au-dessus du sol.

*Expérience 76*, NO<sub>2</sub>, Rouvres, 14 mai 1957 (fig. 24).

Un séjour de 3 heures dans le gaz hilarant n'est pas nocif. Les insectes se réveillent vite et prennent un départ sans difficultés une demi-heure après avoir été placés à l'air libre. La direction originelle est reprise rapidement et le comportement ne présente pas de différences significatives avec le lot témoin.

Ces narcoses prolongées (CO<sub>2</sub>, NO<sub>2</sub>) n'ont exercé aucune action sur la mémoire de la direction du vol.

### Conclusions.

Contrairement à ce qui a été mis en évidence par F. PARDI et L. PAPI chez d'autres Arthropodes doués d'un sens interne du temps (*Talitrus saltator* (23), *Tylos latreillii* (21), *Arctosa perita* (20), l'orientation du Hanneton dans un paysage inconnu, en particulier celle des pondeuses, n'a pas été perturbée malgré un trouble profond apporté à son activité normale (modifications du rythme du temps, froid, narcose) ; il semble faire le point d'après des repères cosmiques perçus au moment de l'envol.

## V. — LES REPÈRES COSMIQUES

Les expériences de dépaysement ont prouvé d'une façon indubitable la faculté pour *M. melolontha* de retrouver sa direction indépendamment de sites terrestres. Quelques essais et observations mettent en évidence certains repères cosmiques utilisés par l'insecte.

### A. — LE SOLEIL

Des Hannetons capturés au cours de vols de jour à Rouffach sont relâchés peu après dans un dispositif masquant le soleil.

1° *Enceinte à plafond diffusant.*

Une enceinte circulaire, semblable à celle utilisée précédemment, a été montée dans une clairière de la forêt de Rouffach. La base en tissu

noir opaque est de même dimension (diamètre 3 m, hauteur 2 m), mais elle a été surélevée de 1 m à l'aide d'un drap blanc translucide. L'ensemble peut être recouvert par un plafond dont les panneaux amovibles (*n*, *s*, *e*, *w*, *s-w*, etc...) sont garnis de papier calque translucide qui diffuse la lumière et la dépolarise (fig. 26 et 27).

*Expérience 77*, 6 mai 1956.

Soleil, ciel clair entièrement dégagé.

Vol préalimentaire du matin.

Les Hanneçons placés, au centre du dispositif, montent sur la baguette d'envol au sommet de laquelle ils paraissent complètement désorientés, leurs pattes antérieures battent l'air. Après quelques hésitations, ils s'envolent en

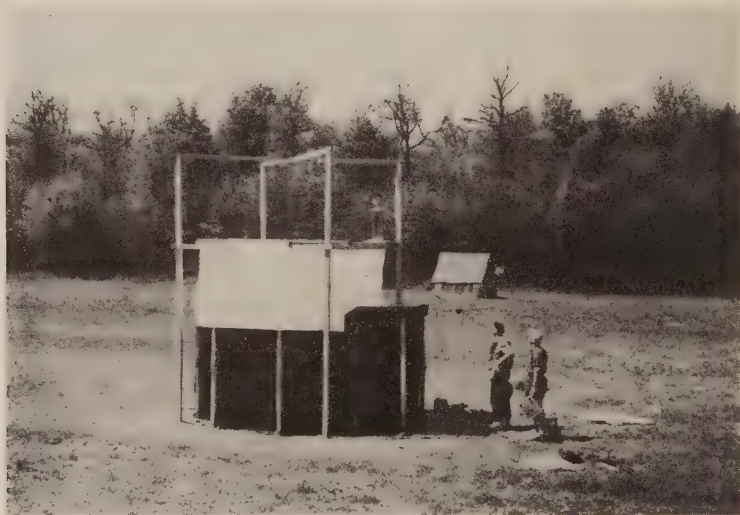


FIG. 26. — Enceinte surélevée, couverte par des panneaux en papier calque translucide qui diffuse la lumière et la dépolarise.

tourbillonnant pour aller finalement vers la partie la plus lumineuse où le soleil transparaît à travers le drap blanc.

Après l'enlèvement d'un panneau, certains insectes, répondant sans doute au même phototropisme, vont vers la partie du drap blanc éclairée directement par le soleil.

Dans ce cas la direction primitive est rarement retrouvée.

*Expérience 78*, 7 mai (fig. 27).

Soleil, ciel clair.

Une toile de tente est placée à l'extérieur du dispositif pour empêcher le soleil d'être vu à travers le tissu blanc. Les insectes, capturés au cours des vols préalimentaires du matin en direction E, sont portés peu après dans l'enceinte circulaire.

*1<sup>er</sup> lot*, capturé à 9 h 05. Pas de plafond.

Les Hanneçons, quoique voyant le ciel, sont désorientés à l'envol et partent

en tournoyant sans chercher à fuir par le plafond. L'absence de soleil semble les gêner. 2 seulement sur 7 sortent par le haut.

5 témoins lâchés au dehors s'en vont directement vers l'E (pourtant dans la clairière la bordure W est la plus proche).

2<sup>e</sup> lot, capturé à 9 h 10. Enceinte avec plafond diffusant dont quelques panneaux sont retirés.

2 partent directement vers l'ouverture. Onze désorientés tourbillonnent ou ne s'envolent pas. Lâchés au dehors ils repartent moins rapidement que les bêtes non soumises à l'expérience. 2 qui perçoivent le soleil pendant leur vol dans l'enceinte se dirigent aussitôt vers l'E ou le NE à l'intérieur du dispositif.

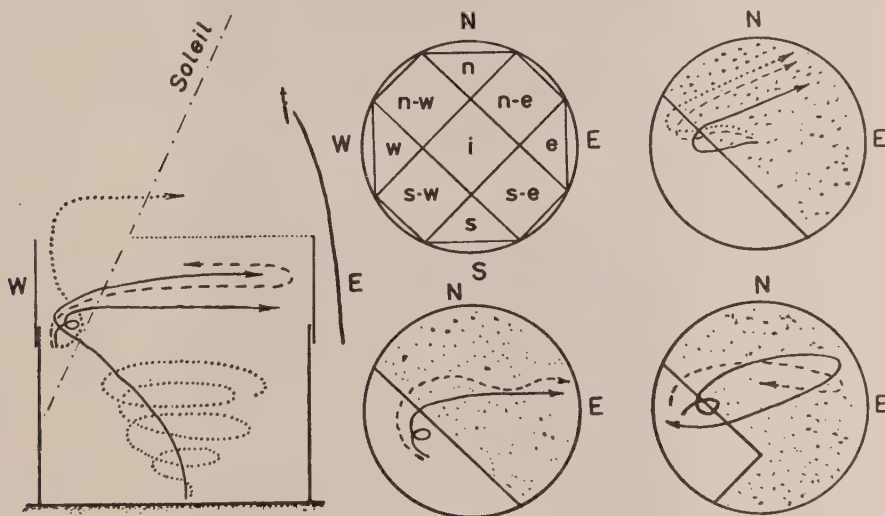


FIG. 27 (exp. 78). — Les Hannetons capturés au cours d'un vol préalimentaire du matin reprennent leur orientation à condition de voir le soleil pendant le vol.

Enfin, les insectes, immobilisés depuis quelque temps sur les baguettes d'envol, sont placés à 1 m 70 du sol de manière à être touchés directement par le soleil qui passe à travers les panneaux ouverts (*w*, *s-w*, *s*), ils se réactivent et partent rapidement vers l'E, cela les conduit sous le plafond, à l'intérieur du dispositif. 2 individus seulement s'enfuient à l'air libre contre 6 qui réagissent comme sus-indiqué.

3<sup>e</sup> lot, capturé à 10 h 55. Les insectes sont exposés de suite aux rayons du soleil qui passent par 1, 2 ou 3 panneaux. Un panneau seul (*s-w*) ne semble pas suffisant car les bêtes se désorientent après l'envol. Sur 5 une seule va vers le NE, 2 sont troublées, 2 s'enfuient.

2 panneaux (*s-w*, *w*) et 3 (*s*, *s-w*, *w*) donnent de meilleurs résultats car si 9 insectes prennent la fuite, 4 s'orientent nettement dans le dispositif en volant vers l'E ou le NE. En particulier la femelle n° 47, qui à plusieurs reprises part dans la bonne direction ; finalement, mise en liberté dans la clairière, elle vole encore vers l'E.

4<sup>e</sup> lot, capturé à 11 h 45. 2 panneaux sont ouverts (*w*, *s-w*). 1 femelle répond bien, 2 s'enfuient, 1 paraît désorientée.

Un lâcher de contrôle effectué dans la clairière montre que sur 6 individus, 5 partent directement vers l'E, 1 seul va vers l'E-SE (la lisière W est pourtant la plus proche).

## 2<sup>o</sup> *Expérience du miroir.*

Les Hannetons sont libérés dans une clairière à l'abri d'une toile de tente masquant le soleil ; un miroir (fig. 28-29) présente aux baguettes d'envol une image de l'astre placée dans une situation diamétralement opposée (décalage de 180°).



FIG. 28. — Expérience du miroir : Les Hannetons sont libérés à l'abri d'une toile de tente masquant le soleil dont l'image est renvoyée sur la planche d'envol à l'aide d'un miroir.

### *Expérience 79, 8 mai 1956 (fig. 29).*

Soleil, ciel clair.

Hannetons récoltés sur les arbres de la lisière W à 9 h 30, lâchés quelques instants plus tard à 350 m de la forêt. Reprise, au bout de 200 m de vol, de ceux qui vont vers le bois en direction E ou NE. Les insectes sont de nouveau lâchés dans la clairière soit à l'air libre, soit avec le soleil masqué, mais dans ce cas le miroir est nécessaire à l'envol.

Qu'il s'agisse d'individus lâchés directement ou après avoir été soumis à l'expérience du miroir, la plupart (16 sur 22 : 14 mâles et 8 femelles), dès qu'ils retrouvent la liberté, repartent de suite vers l'E ou le NE, direction du vol au moment de la capture (la bordure W de la clairière est cependant la plus proche) (cf. exp. 59).

Sur 20 éclairés par le miroir, 1 ne prend pas son vol, 7 s'enfuient du dis-



positif d'une manière quelconque (certains de ceux-ci paraissent complètement désorientés, mais 3 partent vers le NE dès qu'ils retrouvent le vrai soleil). Parmi les 12 restants, 6 attirés peut-être par phototropisme se dirigent vers le miroir, puis rectifient en général vers le NE dès qu'ils sortent de la zone d'ombre.

Les 6 autres se guident sur l'image de l'astre ; ils se trompent de 180° et

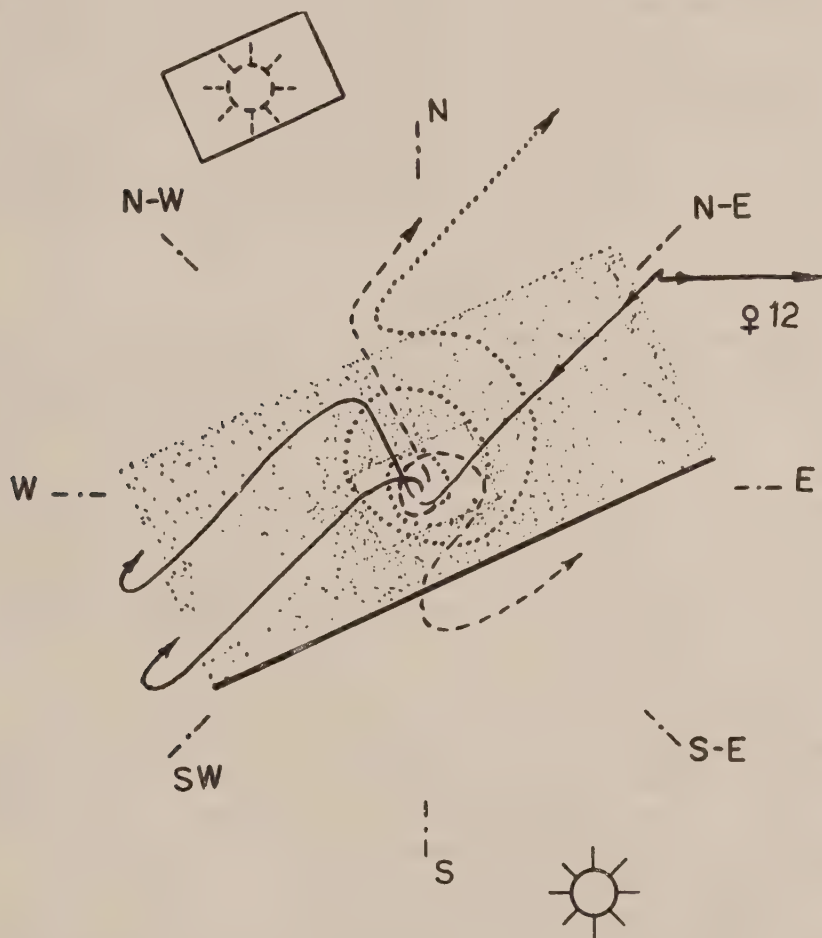


FIG. 29. — Expérience du miroir (*exp. 79*) : Un certain nombre de Hannetons se guident sur l'image de l'astre, ils se trompent de direction et partent vers le SW. Ils font demi-tour vers le NE dès qu'ils arrivent en plein soleil. La femelle n° 12 présente un comportement remarquable.

partent vers le SW, mais ils font demi-tour vers le NE dès qu'ils arrivent en plein soleil.

Parmi ces derniers le n° 12 présente un comportement particulièrement remarquable ; il prend son vol face au SW comme s'il se guidait sur le miroir, mais il part à reculons, celui-ci étant toujours sur sa droite. Cependant dès qu'il arrive à l'extérieur de la partie ombragée, il pivote sur lui-même et poursuit son vol vers l'E, le soleil réel étant alors à sa droite.

*Expérience 80, 21 mai 1956.*

Soleil, ciel clair ; à 10 h  $t = 15^{\circ}4$  ; vent N moyen 90 m/mn.

Femelles capturées le matin même au cours des vols de retour en forêt après la ponte. Orientées E. Lâcher peu après de 13 individus.

Chaque insecte est placé plusieurs fois sur la baguette d'envol éclairée par le miroir. Sur 32 réponses, 22 correspondent à un déroutement vers l'W ou le SW par l'image du soleil ; dans ce cas, par 9 fois, les bêtes changent de direction et vont vers l'E dès qu'elles aperçoivent le vrai soleil. Dans la plupart des autres essais, les bêtes sont reprises plus tôt pour éviter qu'elles ne s'échappent.

Les bêtes sont relâchées ensuite en plein air où elles repartent presque toutes vers l'E.

Il n'a pas été possible de reprendre la même série d'expériences avec des insectes dépayés dans le temps, car ceux-ci éprouvent le besoin d'effectuer quelques tours de recherches qui les font sortir du dispositif avant d'être orientés.

### Conclusions.

Le jour, la vue du soleil est nécessaire au Hanneton pour prendre son envol ; en outre, l'astre sert de repère pour retrouver la direction.

Les dépayements 78-79-80 ont été effectués peu après la capture faite au cours d'une migration ou d'un vol secondaire provoqué, et le soleil n'avait pas beaucoup modifié sa position. Dans ces conditions, il est utilisé comme guide et l'insecte est complètement désorienté par son absence.

Le Hanneton peut être dérouté de  $180^{\circ}$  à l'aide d'un miroir, il se comporte envers l'image comme s'il s'agissait du soleil réel, l'angle formé par le rayon lumineux incident et la ligne de vol reste approximativement le même (mnémotactisme).

Dans d'autres expériences les envols en fin de matinée n'étaient pas aussi rapprochés du moment de la capture. Or, comme le font remarquer F. PAPI, L. SERRETTI et S. PARRINI (20), si le déplacement horaire moyen du soleil est de  $15^{\circ}$ , il est plus faible quand l'astre est près de l'horizon et beaucoup plus grand lorsque celui-ci se trouve au voisinage de son point de culmination. Entre 10 et 14 h il a une valeur de l'ordre de  $30^{\circ}$ .

Les trois individus immatures de l'expérience 64 sont tous repartis dans la même direction bien que depuis leur capture le soleil se soit déplacé respectivement de  $25^{\circ}$ ,  $40^{\circ}$  et  $68^{\circ}$  (correspondant à des intervalles de 50, 80 et 135 minutes). De même dans les exp. 20 et 21, les insectes, ayant pris leur envol une heure après la récolte, adoptent la même direction que ceux lâchés au bout de quelques minutes.

Puisque le Hanneton se guide sur le soleil, il doit posséder des moyens d'informations complémentaires, lui permettant de ne pas être troublé par le mouvement apparent de l'astre, comme cela a été déjà reconnu chez l'Abeille et chez quelques autres Arthropodes doués d'une orientation astronomique.

## B. — LE CIEL

### 1<sup>o</sup> *Lâchers dans une enceinte.*

Dans les dépaysements le soir en enceinte, les Hannetons se retrouvent difficilement lorsque le zénith est masqué. Le phénomène, déjà observé en 1955 à Wissembourg, s'est trouvé confirmé en 1956.

A Rouffach l'enceinte a été coiffée d'un couvercle circulaire de 0,75 m de rayon masquant le zénith et laissant seulement voir, au départ, la portion du ciel comprise entre 53° et 69° au-dessus de l'horizon (couronne de 0,75 m de large).

#### *Expérience 81, 7 mai 1956.*

Migration préliminaire vers l'E entre 20 h et 20 h 30 ; ciel assez clair (cirro-cumulus au zénith) ;  $t = 17^{\circ}4$ ,  $h = 70$  à 19 h 55 ; vent très faible irrégulier.

Les Hannetons ne peuvent pas s'orienter dans l'enceinte ainsi aménagée, ils tournoient et ils sortent de n'importe quel côté, mais ils retrouvent rapidement leur direction lorsqu'ils ont quitté le dispositif. Au contraire, les insectes sont capables de se reconnaître dans l'appareil dès que le dessus est retiré ; dans ce cas ceux qui étaient restés immobiles sur les baguettes d'envol partent aussi.

#### *Expérience 82, 11 mai 1956.*

Migration de ponte vers l'W entre 19 h 50 et 20 h 15 ; nébulosité 10/10<sup>e</sup> ; ciel entièrement couvert par de gros nuages ; couchant non brillant ; pas de lumière polarisée ;  $t = 13^{\circ}$  à 19 h 40 ; vent nul.

Même dispositif. Les bêtes s'échappent aussi par un point quelconque, mais à leur arrivée à l'air libre elles effectuent encore quelques spires avant de repartir vers l'W.

Cependant les insectes lâchés de suite après leur capture, sans avoir été placés dans l'enceinte, ne repartent pas aussi rapidement qu'à l'ordinaire. Ils font aussi quelques tours avant de retrouver leur direction. Ce comportement semble traduire les difficultés éprouvées en face d'un ciel complètement bouché et n'offrant aucun repère.

#### *Expérience 83, 23 mai 1956.*

Vol de deuxième ponte vers l'W entre 20 h et 20 h 30, ciel dégagé ; clair de lune.

Dans ces conditions les femelles, placées dans l'enceinte munie du couvercle avec ouverture en couronne, s'orientent bien à l'intérieur du dispositif.

D'après ces expériences, même s'ils peuvent prendre leur envol, les Hannetons ne sont pas capables de s'orienter dans l'enceinte lorsqu'ils ne voient pas le zénith, sauf lorsque la lune brille. Leur *embarras* est aussi visible en plein air par *ciel entièrement bouché*.

### 2<sup>o</sup> *Lâchers dans un site inconnu.*

Par un ciel dégagé ou partiellement couvert, nous avons vu que les Hannetons soumis à des dépaysements dans le temps sont capables de retrouver leur direction.

Lorsque les nuages cachent entièrement le soleil l'activité est nulle le matin. Des insectes que l'on incite à s'envoler en les soumettant aux radiations infra-rouges partent dans toutes les directions, en effectuant de nombreux tours qui témoignent des difficultés éprouvées (Rouffach, 1956).

Le soir dans des circonstances analogues, les vols sont peu fréquents, mais ils peuvent se produire et les bêtes prennent la direction caractéristique du site (Genlis, 29.4.57, Rouffach, 11.5.56).

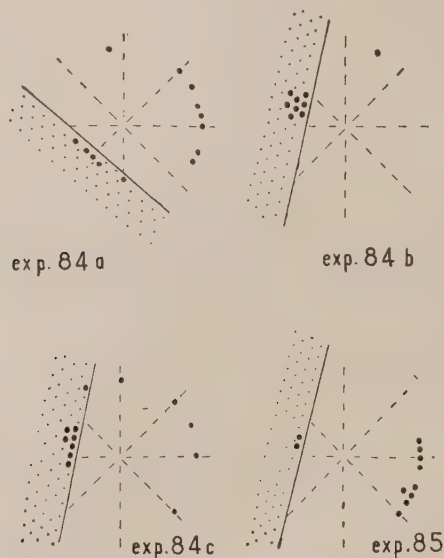


FIG. 30. — Des Hanneçons immatures des deux sexes, orientés au vol préalimentaire vers l'E-NE par ciel clair au crépuscule, retrouvent leur direction le lendemain matin (exp. 84 a) par ciel légèrement voilé mais soleil visible. Ils ne sont pas capables de le faire par ciel totalement bouché (exp. 84 b et 84 c). — Exp. 85 : des Hanneçons des deux sexes orientés au vol préalimentaire par ciel couvert, retrouvent leur orientation le lendemain matin par ciel encore entièrement bouché.

#### *Expérience 84, Genlis 1957 (fig. 30).*

Immatures des deux sexes récoltés au vol préalimentaire du 17 avril au soir, direction entre E et NE, ciel clair.

a) Lâcher le 18 entre 10 h 30 et 11 h 15 à 120 m d'une forêt située au SW.

Au début, ciel voilé mais le soleil, visible, projette l'ombre des objets. Le ciel se couvre progressivement, mais l'emplacement du soleil est encore marqué par une tache brillante dans les nuages,  $t = 14^{\circ}$  à 10 h 30.

13 départs des deux sexes, 7 entre le SE et le NE, 1 vers le N, 5 vers la forêt proche.

b) Lâcher le 18 avril entre 11 h 35 et 12 h à 150 m à l'E d'une lisière.

Ciel entièrement couvert, soleil n'est plus décelable ;  $t = 10^{\circ}5$  à 12 h.

9 départs des deux sexes : un au N-NE, les 8 autres vers la forêt après avoir effectué 2 à 4 spires et des zigzags. Un seul de ces derniers part d'abord à 60 m vers l'E puis retourne à l'W-NW vers la forêt.



c) Lâcher le 19 avril entre 11 h et 12 h comme *b*.

Ciel *couvert*, l'emplacement du soleil n'est pas décelable ;  $t = 14^{\circ}5$  à 11 h ; vent W 160 m/mn.

13 départs des deux sexes, 8 vers la forêt proche, 4 entre le SE et le NE, 1 vers le N.

Les bêtes décrivent d'abord quelques spires et zigzags ; celles qui vont vers les arbres luttent contre le vent assez fort.

d) Lâcher le 20 avril au matin au même endroit que *b*.

Ciel partiellement couvert (nébulosité 75 p. 100).

L'orientation adoptée dans le foyer d'origine est retrouvée par le plus grand nombre, malgré 3 jours de captivité (cf. exp. 39 *a*, fig. 13).

Les bêtes du même lot libérées les jours précédents par *temps couvert* avaient donc encore conservé le souvenir de leur orientation, cependant elles n'ont pas reconnu leur direction, faute de repères valables, et elles sont parties vers la forêt.

#### *Expérience 85 (fig. 30).*

Immatures des deux sexes capturés pendant le vol crépusculaire du 18 avril, direction entre E et NE, *ciel entièrement couvert*.

a) Lâcher le 19 avril entre 11 h et 12 h au même site que 84 *b*, ciel *entièrement couvert*, vent d'W de l'ordre de 150 m/mn.

11 départs : 9 entre l'E et le SE dans des directions voisines de celles choisies pendant le vol préalimentaire ; 2 seulement vont vers la forêt proche.

b) Lâcher le 20 avril au matin.

Ciel partiellement couvert (nébulosité 75 p. 100).

La plupart retrouvent leur direction (cf. exp. 39 *b*, fig. 13).

Des Hannetons arrêtés pendant le vol préalimentaire crépusculaire du 19 avril par temps bouché sont aussi repartis le 20 au matin et sous un ciel partiellement couvert en retrouvant leur ligne de vol (cf. exp. 39 *c*, fig. 13).

### Conclusions.

D'après les expériences précédentes, d'une part les insectes capturés par ciel clair peuvent retrouver plus tard leur direction quand le soleil est visible, même à travers des nuages légers ; cela n'est plus possible si la couverture est assez épaisse pour masquer complètement l'astre.

D'autre part, les Hannetons ont encore la possibilité (pendant le vol préalimentaire) de retenir leur orientation d'après des repères cosmiques inconnus malgré un système nuageux important cachant entièrement la voûte céleste. Ils sont ensuite capables de retrouver leur route les jours suivants, à un autre moment de la journée, par ciel partiellement découvert, ou même totalement bouché.

Selon VON FRISCH (13*a*) les abeilles exécutent correctement leur danse lorsque le ciel est complètement couvert, à condition que la direction du soleil ne soit pas masquée par un écran-filtre susceptible d'absorber les radiations ultra-violettes (entre 300 et 400  $\mu$  de longueur d'onde), elles peuvent alors situer la position de l'astre. Un tel comportement pourrait

être supposé pour *Melolontha*, bien que le soleil soit au-dessous de l'horizon au moment des vols crépusculaires.

Les arthropodes chez lesquels une faculté d'orientation astronomique a été mise en évidence sont tous susceptibles de se guider d'après la lumière polarisée diffusée par le ciel.

Nous avons recherché la même propriété chez le Hanneton, car les grands vols du soir se produisent après le coucher du soleil, lorsque le degré de polarisation de la lumière augmente beaucoup, en particulier en direction du plan méridien passant par le zénith. Dans ce but, à Rouffach, des bêtes ont été lâchées le soir dans l'enceinte surélevée dont les panneaux du plafond étaient garnis de plaques de verre dépoli au sable fin, matière qui ne dépolarise pas la lumière comme le papier calque. Le dispositif était éclairé par plusieurs lampes alimentées par un groupe électrogène à courant continu dont l'intensité pouvait varier selon les besoins, ainsi que la hauteur des sources lumineuses au-dessus du plafond. Chaque lampe était munie d'un polaroïde orientable permettant de fournir une lumière dont la direction des vibrations était bien définie.

Les femelles prises au cours d'un vol crépusculaire ont été transportées aussitôt après à l'intérieur de l'enceinte, mais celle-ci s'est révélée trop petite pour l'expérience, les insectes buttent très rapidement contre les parois. Ils sont désorientés dès le départ et cela se traduit par un tournolement prolongé. Il n'a pas été possible d'obtenir de résultats significatifs. Jusqu'à présent nous n'avons aucune preuve expérimentale de l'utilisation de la lumière polarisée par les Hannetons.

### C. — RYTHME D'ACTIVITÉ

Le rythme naturel de l'activité du Hanneton est soumis à de fréquents arrêts déterminés par l'état du ciel.

Le matin, les vols s'observent seulement par beau temps avec ciel dégagé et soleil, ils peuvent commencer de bonne heure (7-8 heures) pour se terminer généralement entre midi et 14 heures. La température intervient seulement comme facteur limitant (au-dessous de 5°), le vent aussi lorsqu'il est trop violent (supérieur à 200 m/mn) mais l'état du ciel a une influence prédominante.

Il est fréquent de voir s'arrêter les passages dès que le soleil est masqué par un nuage, le phénomène s'observe aussi en forêt, où l'activité cesse presque complètement, même s'il y a encore beaucoup de ciel bleu visible. Dans les essais les insectes s'immobilisent, il en est de même s'ils sont placés à l'ombre.

Le soir, les vols se manifestent dans des circonstances complètement opposées à ceux du matin, ils doivent répondre à d'autres stimuli. Ils se

produisent après le coucher du soleil, à partir d'un seuil d'intensité lumineuse différent selon l'état physiologique des individus (approximativement 200 lux à la migration de ponte, 50 l. à l'arrivée en forêt).

Dans les conditions naturelles, les sorties crépusculaires sont de beaucoup les plus denses ; toutefois il est plus difficile de faire partir le soir que le matin, les insectes capturés les jours précédents au cours des migrations (de la matinée ou de la fin du jour). Certains facteurs conditionnant les envols ne sont pas encore connus.

D'après HURPIN (16) les vols du soir auraient lieu seulement lorsque le soleil s'est montré jusqu'à midi. Cependant, nous en avons observé à la fin d'une journée où le ciel était resté complètement gris. Les sorties sont plus importantes par ciel clair, mais elles peuvent aussi se produire par temps couvert.

L'activité crépusculaire n'excède guère une demi-heure : *elle s'arrête brusquement* avant la nuit noire.

D'autre part, il est possible, mais difficile, de provoquer l'envol des insectes en plein jour, même à l'intérieur d'un local, en abaissant graduellement l'intensité lumineuse (crépuscule artificiel) (MEUNIER 1928, SCHNEIDER 1952 et 1957, HURPIN 1958).

Au début de l'*après-midi* l'activité est nulle malgré un ciel clair et une forte insolation. Au milieu de la journée on observe généralement peu de mouvements sur les arbres, les animaux en expérience partent difficilement. Il a été possible, cependant, de réaliser dans ces conditions quelques dépaysements dans le temps à Genlis en 1957.

#### 1<sup>o</sup> *Orientation expérimentale.*

##### *Expérience 86.*

Les immatures utilisés proviennent soit de ramassage derrière labours, soit de récoltes sous filets. Plusieurs lâchers d'orientation eurent lieu dans le courant de l'après-midi après 15 h, les 17, 18, 19 et 20 avril ; ils comprennent au total 8 femelles et 11 mâles.

5 femelles et 3 mâles furent repris après un parcours d'une centaine de mètres. Aucun de ceux-ci relâchés le matin des 20 et 23 avril n'a retrouvé la direction première. Ils sont tous repartis vers la lisière proche.

Au contraire, une partie des insectes orientés le matin ont retrouvé leur direction les matinées suivantes.

#### 2<sup>o</sup> *Migration préalable.*

Immatures capturés au cours d'un vol crépusculaire orienté vers l'E (Labergement).

Lâcher le lendemain après-midi à proximité de forêts situées en différentes directions.

##### *Expérience 87, Genlis, 18 avril 1957 (fig. 31).*

Captures du 17 avril.

Lâcher le 18 avril à partir de 16 h 50 à 80 m d'une forêt barrant l'horizon vers le N.

6 départs ; tous effectuent des spires et vont vers la forêt proche, en direction du N.

*Expérience 88*, Genlis, 22 avril 1957 (fig. 31).

Captures du 21 avril par ciel clair.

a) Lâcher le 22 avril entre 15 h et 16 h à 120 m d'une forêt formant silhouette attractive à l'W-NW. Vers le S, une lisière barre l'horizon à environ 400 m. Vers le N une autre est éloignée de 1 000 m.

Temps ensoleillé, ciel découvert.

30 départs des deux sexes, 18 vers la forêt la plus proche entre le S-SW et le NW, 9 entre le S et le SE, 3 entre le N et le NE.

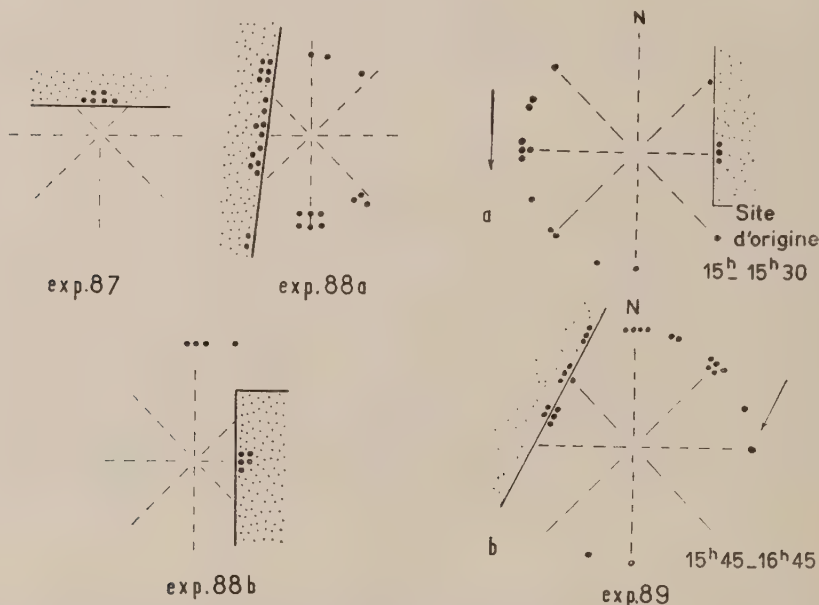


FIG. 31. — Activité l'après-midi. — *Exp. 87-88* : Les insectes retenus pendant une migration préliminaire du soir et relâchés de jour, l'après-midi, se réfugient pour la plupart vers le site attractif le plus proche. — *Exp. 89* : Les femelles retenues au cours du vol de ponte, au contraire, retrouvent en partie leur direction au site d'origine (a) et dans un lieu inconnu (b).

A l'envol les bêtes effectuent quelques spires (1 à 5) puis partent dans la direction choisie. Les insectes se dirigent vers les bois visibles au lieu du lâcher, en majorité vers le site attractif situé vers l'W. Les autres vont vers des arbres plus éloignés au N et au S.

Aucune bête ne va vers l'E, direction suivie la veille au moment de la capture. Dans cette partie du paysage aucun arbre n'est visible.

b) Lâcher le 22 avril entre 15 h 45 et 16 h 15 à 200 m d'une forêt qui barre l'horizon à l'E, à 400 m au N du point d'envol un rideau d'arbres entourant des bâtiments de fermes, forme aussi une silhouette attractive complétée par une autre lisière située à 200 m plus loin.

Les Hanneçons sont peu actifs. Ils cherchent à se mettre sous l'herbe déposée dans la cage. Deux femelles, sorties pendant l'expérience s'immobilisent à l'ombre de la poignée servant au transport.



9 départs des deux sexes, 4 vers le N en direction des arbres entourant la ferme, 5 vers la forêt à l'E.

### 3<sup>o</sup> Migration de ponte.

*Expérience 89*, Genlis, 30 avril 1957 (fig. 31).

Pondeuses récoltées en direction W et SW au cours du gros vol crépusculaire du 28 avril (Labergement), par beau temps.

a) Lâcher le 30 avril entre 15 h et 15 h 30 au foyer d'origine à 120 m de la lisière.

Soleil parfois voilé ; vent N irrégulier.

Sur 19 envols, 2 femelles se posent à moins de 50 m, 5 vont vers le secteur E où quelques-unes atteignent la forêt. Les 12 autres retrouvent leur direction W et SW en volant à différentes altitudes (2 à 10 m) après très peu de spires et font une trajectoire en zigzags.

b) Lâcher le 30 avril entre 15 h 45 et 16 h 45, dépaysement.

Vent N puis E-NE.

32 départs, mais 5 prennent des vols de pose non dirigés. Parmi les 27 autres, 12 s'orientent vers le secteur W (direction primitive), cela les amène vers la forêt. Quelques-uns se posent un peu en avant, d'autres passent bien au-dessus.

Un nombre équivalent 13 fait un angle droit avec les précédents et va vers le N et le NE, 2 volent vers le S.

Dans les 2 lots le comportement est analogue. La direction est prise assez rapidement après quelques spires, le vol se fait à une hauteur variable selon les individus. Les résultats sont difficiles à interpréter, cependant la direction semble être choisie après plus de recherches dans le lieu de dépaysement que dans le site d'origine. (1)

## Conclusion.

L'après-midi, les insectes immatures retenus pendant le déplacement préalimentaire semblent avoir perdu toute mémoire, ils se réfugient vers le site attractif le plus proche. Les pondeuses paraissent moins sensibles à ce phénomène et la plupart retrouvent encore leur direction.

Des Hannetons soumis à un rythme d'éclairement de 6 heures en avance sur l'heure normale (lumière de 22 h à 14 h) et libérés en plein air à 10 heures du matin (après 12 h de lumière continue) prennent leur envol et retrouvent leur direction mieux que ceux lâchés à 16 heures après avoir été soumis à 12 heures de jour naturel, en lumière diffuse.

Dans les cages d'élevage, les insectes volent de temps à autre pendant la période d'illumination, mais il ne se produit aucun mouvement d'ensemble, en particulier aux heures des sorties crépusculaires. A l'obscurité complète les Hannetons ne cherchent pas à voler, ils se contentent de se nourrir. *Le rythme des envols ne persiste pas en l'absence de la lumière naturelle du jour.*

L'état « actuel » du ciel et la nature de certains éléments cosmiques inconnus semblent avoir une influence prédominante sur les départs et sur les possibilités d'orientation.

(1) Le maintien de la direction de ponte au cours de l'après-midi a été confirmé par de nouvelles expériences en mai 1958.

Les Hannetons relâchés peu après leur capture s'orientent très rapidement à l'envol, faisant parfois un brusque crochet pour se replacer dans la bonne voie. Par contre, ils tournent en rond dès qu'ils éprouvent des difficultés.

Ce comportement révèle une certaine recherche. L'animal fait le tour de l'horizon et les sensations reçues lui permettent de choisir, de fixer ou de reconnaître une direction déterminée, mais parfois il s'en montre incapable. Ainsi les insectes tournoient longtemps dans l'enceinte circulaire soit le soir en fin de vol, lorsque la nuit est presque complète, ou encore quand le zénith est masqué en grande partie par un écran, soit le matin lorsque les panneaux translucides cachent le soleil et fournissent une lumière neutre dépolarisée. Dans ces exemples, les stimuli perçus, trop faibles ou inexistants, ne permettent pas une bonne orientation.

D'après F. SCHNEIDER (1957) *Melolontha melolontha* L. serait sensible à un certain magnétisme et il aurait été possible de le désorienter avec un aimant. Cette propriété, si elle était vérifiée, <sup>(1)</sup> pourrait expliquer la persistance de la direction par temps couvert, et en dépit des variations du milieu extérieur. Selon les cas, l'insecte utiliserait cette faculté concurremment avec le soleil.

## VI. — CONCLUSIONS

### A. — MODALITÉS D'EXPRESSION DE LA FACULTÉ D'ORIENTATION

La notion de migration est importante à considérer chez les femelles pour lesquelles il convient de distinguer plusieurs types (fig. 32).

*La migration préalable* présente un caractère primaire ; elle permet la mise en route des organes spécialisés de la mémoire de longue durée, eux-mêmes placés sous le contrôle du cycle de reproduction. La direction choisie imprègne le « psychisme » des insectes pour toute leur existence.

*A la migration de ponte*, les mères partent en sens inverse de la toute première sortie, elles se guident uniquement sur des repères cosmiques ; cela les amène à quitter le massif forestier où elles ont passé la période d'alimentation et d'ovogenèse.

En cours de route, les bêtes ne tiennent jamais compte de l'environnement et après avoir buté devant un nuage artificiel, elles passent rapidement au-dessus sans modifier leur direction.

*Après la ponte*, les femelles reprennent la direction et le sens du vol préalable. Quoique apparemment semblables, ces deux déplacements

<sup>(1)</sup> Des expériences effectuées en plein air, en mai 1958, ne nous ont pas permis de mettre en évidence une sensibilité du Hanneton au magnétisme terrestre.

vers une forêt sont à l'origine de natures très différentes. L'orientation prise après le dépôt des œufs est déterminée par la mémoire de longue durée et par la faculté d'orientation, elle est donc régie au départ par les mêmes lois que le vol de ponte.

Toutefois, en cours de route, les individus entrent en relations visuelles avec le milieu extérieur, et le cas échéant, il se produit une régulation organique telle que l'attraction d'un site puisse devenir prépondérante comme cela est de règle pour la migration préalimentaire. Leurs comportements seront semblables en présence d'un écran de fumée qui modifiera la ligne de vol, sans toutefois influencer l'impression reçue au cours de la toute première sortie.

Cette faculté d'orientation permet aux Hannetons de réagir favorable-

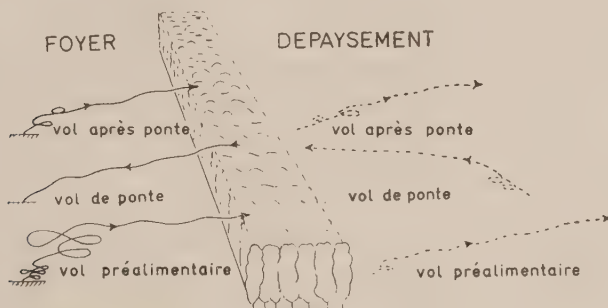


FIG. 32. — Diagramme schématisant les trajectoires suivies par une femelle sortie à proximité d'un site attractif. La direction prise au cours du vol préalimentaire détermine celle des autres migrations (ponte et après ponte). En traits interrompus : trajectoires suivies lors des dépaysements d'insectes capturés au cours de la migration préalimentaire.

ment en cas de chute, et de se maintenir dans la bonne direction si le site attractif se trouve masqué accidentellement (repli de terrain, buisson, etc.).

*Les vols secondaires* vers un autre site présentent tous les caractères des arrivées en forêt ; après interruption la direction peut être retrouvée dans un site inconnu. Les déplacements des mâles entrent dans cette catégorie, y compris les préalimentaires.

Pour les venues en forêt, le guidage par un repère cosmique est concomitant de celui exercé par le site attractif. Le souvenir de ce repère permet à lui seul la reprise immédiate d'un vol interrompu. Le matin, le soleil remplit ce rôle (mnémotaxie). Si le nouveau départ est retardé artificiellement (ou encore au moment de l'envol pour la ponte, ou après le dépôt des œufs) l'insecte a encore la possibilité de retrouver sa direction.

La faculté d'orientation du Hanneton commun se manifeste sous deux formes. L'une passagère et relativement fugace permet de retrouver même dans un site inconnu la direction d'un vol quelconque interrompu.

Il s'agit d'une propriété, commune aux deux sexes, qui ne semble pas jouer un grand rôle dans la vie de l'insecte.

L'autre, au contraire, est en relation étroite avec le cycle de reproduction des femelles dont elle régit les différentes migrations. Elle contribue, en effet, à *retenir d'une manière indélébile la direction prise au cours de la sortie préalimentaire* de telle façon qu'il puisse se produire une *inversion de ce sens au moment de la ponte*, et un *retour au sens primitif après le dépôt des œufs*.

Dans la nature, cette faculté apparaît seulement pendant les périodes correspondant au rythme d'activité normale du Hanneçon, c'est-à-dire, le soir au crépuscule et pendant les belles matinées ensoleillées. Au cours de l'après-midi, les insectes retenus pendant le déplacement préalimentaire semblent avoir perdu toute mémoire, ils se réfugient vers le site attractif le plus proche ; les pondeuses paraissent moins sensibles à ce phénomène.

La direction acquise n'est pas modifiée par des vols secondaires vers un autre site, bien que la trajectoire de ceux-ci puisse être retenue provisoirement s'ils sont interrompus. Il n'a pas été possible non plus de changer la direction primitive en décalant le rythme de l'éclairement. Une basse température met l'insecte en état de repos, son métabolisme est abaissé à un niveau très faible mais le sens de l'orientation n'est pas touché. Il en est de même à la suite de narcoses prolongées ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{NO}_2$ ).

Au contraire, L. PARDI et F. PAPI (20-21-22-23) ont réussi à dérouter d'autres Arthropodes (*Tylos*, *Talitrus*, *Arctosa*) en dissociant expérimentalement le sens interne du temps de la mémoire de la direction. Celui-ci peut être arrêté par un abaissement de température qui réduit l'activité métabolique, ou encore dérégulé par un éclairage décalé. Ces animaux doués d'une faculté d'orientation dite astronomique semblent posséder un organe à fonctionnement continu capable d'évaluer le temps en se guidant, plus ou moins, sur l'alternance des jours et des nuits.

Chez le Hanneçon la direction est conservée, même si l'organisme est placé en état de vie ralentie (froid, narcose). Tout se passe comme si l'appréciation de cette direction se faisait au moment de l'envol, grâce à des repères cosmiques.

Le matin, *le soleil joue un rôle essentiel*, non seulement il détermine les départs, mais en outre il donne la direction et nous avons pu dérouter des insectes avec un miroir ; ceux-ci doivent avoir en outre des moyens d'informations autres, peut être voisins du sens interne du temps, déjà mis en évidence chez les Abeilles et quelques autres Arthropodes.

Enfin, il existe un facteur inconnu qui perturbe la faculté d'orientation au cours de l'après-midi.



## B. — CONSÉQUENCES ÉTHOLOGIQUES DU MAINTIEN DE LA DIRECTION (répercussion sur le plan agricole)

*Les migrations ont une allure stéréotypée*, la direction reste toujours celle prise lors de la sortie préalimentaire, mais le sens dépend de l'état physiologique de l'individu.

La direction est conservée en dépit des variations climatiques et indépendamment du paysage. Le phénomène n'est pas influencé non plus par les vols secondaires au cours desquels les insectes passent d'un site à l'autre, il est valable pour les foyers simples et pour les foyers multiples.

Ce comportement particulier explique l'éthologie de l'insecte.

Au milieu de la saison des vols, les mouvements des Hannetons paraissent parfois incohérents. En un même endroit, on peut observer des passages dans plusieurs directions. Il s'agit dans ce cas d'insectes d'origines diverses, c'est-à-dire ayant acquis des orientations différentes lors du vol préalimentaire et que leur vie vagabonde a rapprochés.

Pendant la période d'alimentation les insectes divaguent d'arbre en arbre et s'éloignent du point initial d'arrivée. En terrain découvert, au moment de la ponte, on observe aussi, le soir et le matin, des femelles pleines circulant et se posant çà et là avant de s'enfoncer en terre pour y déposer leurs œufs. Ces mouvements conduisent souvent les individus assez loin de leur premier lieu de pose.

Cependant, la direction et le sens des migrations ultérieures (pour la ponte et après celle-ci) restent déterminés quel que soit le nouveau point de départ. Des bêtes originaires d'endroits relativement éloignés, mais devenues voisines en forêt ou en plaine, pourront alors présenter des trajectoires différentes si la configuration des lieux est telle qu'elles aient été amenées à adopter des directions particulières lors du vol préalimentaire.

Il en résulte qu'à cette époque, il est fréquent de rencontrer des Hannetons dont les trajectoires se croisent, même à quelques centaines de mètres d'une lisière. Cela s'observe surtout dans les foyers multiples ou à proximité d'une lisière présentant des indentations.

Le vol de ponte a toujours lieu en sens inverse du préalimentaire, même pour des femelles qui auraient atteint la bordure opposée de la forêt ; celles-ci traverseront à nouveau le massif sans chercher à contaminer les cultures les plus proches de cet endroit, mais situées de l'autre côté du bois par rapport au lieu d'origine : le centre attractif et nourricier constitue un *obstacle psychologiquement infranchissable* au moment de la ponte. Un foyer pourra seulement s'agrandir peu à peu en s'étalant le long de la lisière de pénétration.

Dans certaines régions comme en Champagne, des alignements d'érables, de peupliers, de marronniers, etc. suffisent à entretenir des populations denses. Les bêtes issues des terrains situés de part et d'autre d'une route pourront se mêler sur les arbres nourriciers, mais à la ponte, les femelles rejoindront leurs zones respectives, il n'y aura pratiquement pas de passage. De même, les insectes qui auront traversé un fleuve, pour chercher leur alimentation sur l'autre rive, reviendront déposer leurs œufs dans leur foyer d'origine en passant de nouveau au-dessus de l'eau.

Enfin, les pondeuses qui se sont nourries aux dépens de deux bois voisins se trouveront parfois rapprochées dans les champs, mais elles garderont toujours leur autonomie et, au départ, elles se sépareront, chacune reprenant la direction acquise au cours du vol préalimentaire.

Toutefois, les pontes se trouveront mêlées et, au cycle suivant, les insectes provenant d'une même parcelle iront vers le même site attractif quelle que soit leur ascendance. Un foyer dense pourra ainsi s'appauvrir et fournir des éléments à de plus faibles. Le phénomène sera accentué par l'excessive mortalité des vers blancs dans les champs très contaminés (2, 5, 24). Une nouvelle répartition des individus s'établira d'une génération à l'autre : les pertes d'un centre important seront compensées par l'enrichissement des voisins, à condition que les lisières intéressées ne soient pas éloignées de plus de 5 km.

Il faudra tenir compte de ces données, lors de l'établissement des limites respectives des zones témoins et des régions traitées au cours d'une opération de hannetonnage chimique.

Le maintien de la direction empêche aussi les femelles de se disperser pour pondre. L'éventail sera peu ouvert, comme nous l'avait déjà montré l'étude des vols de la région vosgienne en 1949 et la répartition des vers blancs dans le foyer simple de Rouffach en 1951 (ceux-ci étaient très nombreux en face du lieu de concentration des insectes parfaits) (24).

Toutes ces conditions restreignent le déplacement du Coléoptère et expliquent la localisation relativement stricte des foyers et leur faible progression géographique.

Ce comportement permet de délimiter les champs de ponte, normalisant ainsi les plans de sondages en vue de rechercher les cultures où la densité des vers blancs est assez forte pour assurer la rentabilité de traitements insecticides dans le sol.

Le Hanneton commun constitue un exemple remarquable d'un animal qui subit pendant toute son existence une impression reçue à un moment déterminé. Des cas similaires sont déjà reconnus chez des Arthropodes riverains des eaux (*Talitrus saltator* (Crust. Amphip.) (23), *Tylos latreillii* (Crust. Isop.) (21), *Arctosa perita* (Arachn.) (20), *Phaleria provincialis* (Coléopt. Ténébr.) (22), etc.), chez *Formica rufa* (17) et chez les

Abeilles, (13 b) mais l'on ne sait généralement pas quand apparaît le phénomène.

Pour *M. melolontha*, il nous a été possible de mettre en évidence avec précision que « l'imprégnation du psychisme » s'établissait dès le début de la vie aérienne, lors du choix du site attractif au cours du vol préalimentaire ; à partir de ce moment la direction des autres migrations se trouve définitivement fixée. Ici d'ailleurs, le cas est relativement simple, il s'agit seulement de un, deux ou trois allers et retours selon que la femelle effectuera 1, 2 ou 3 pontes successives.

Une conduite analogue doit probablement régir les déplacements d'autres insectes qui forment des groupements temporaires : perchoirs pour passer la nuit (guêpes et abeilles sauvages (15)), rassemblements saisonniers sur des sites élevés (Cocinnellides, Ichneumonides, Diptères et Fourmis (1)) ou dans des régions très éloignées (Lépidoptères : *Danaïa plexippus* (29)).

### Résumé.

L'étude systématique du comportement du Hanneton commun *M. melolontha* L. au cours des différentes migrations (crépusculaires ou diurnes) a été entreprise par les A. à l'aide de dépaysements, soit aussitôt après la capture, soit le matin quelques jours plus tard.

La direction des vols interrompus est retrouvée par les insectes retenus au cours de la migration de ponte ou de celle après la ponte. S'il s'agit de bêtes prises dans un vol préalimentaire crépusculaire et lâchées les matins suivants, 70 p. 100 reprennent l'orientation primitive ; pour les vols préalimentaires diurnes, il y a conflit entre le paysage et la direction lorsque les départs sont donnés dans un site symétrique et à une certaine distance d'une lisière attractive (120 m), ce site ne semble plus intervenir si le dépaysement a lieu au voisinage de la forêt (40 m).

Chez les femelles, le vol préalimentaire présente une phase préliminaire caractéristique qui ne s'observe pas chez les mâles. La mimique reste la même lors de la première sortie de femelles capturées avant tout envol, nourries en cage et lâchées en cours d'ovogenèse ou même prêtes à pondre. Cette conduite contribue peut-être à mettre en état de réceptivité le dispositif psycho-physiologique de la mémoire de longue durée propre aux femelles. A ce stade préparatoire succède, le cas échéant, le choix du site attractif et « l'imprégnation du psychisme » de l'insecte par la direction choisie.

Les autres migrations ont une allure stéréotypée et elles reprennent toutes cette direction privilégiée quel que soit l'aspect du paysage : le vol de ponte va toujours en sens inverse de la sortie préalimentaire, celui après le dépôt des œufs a lieu dans le même sens.

Ni les vols secondaires effectués pendant la période d'alimentation, ni des artifices expérimentaux (éclairage décalé, basse température (+ 2°), narcose avec CO<sub>2</sub> et NO<sub>2</sub>) ne parviennent à modifier ce comportement. Les écrans de fumée restent sans effet sur les femelles pondeuses qui les contourment par le haut, mais les insectes des migrations préalimentaires, ou de celles après la ponte, auxquels on masque la lisière d'arrivée sont déviés vers le site le plus proche ; toutefois, si on ramène alors ces bêtes en avant du nuage elles retrouvent leur direction primitive et passent de suite au-dessus.

Le maintien de la direction des migrations (de ponte et après la ponte) en dépit des variations climatiques et indépendamment du paysage explique l'éthologie de *M. melolontha* dont les foyers restent généralement localisés.

Quelques repères cosmiques ont été mis en évidence : le soleil sert de guide au cours des déplacements diurnes et les A. ont dérouté des insectes en masquant l'astre et en présentant son image à l'aide d'un miroir qui sert alors de guide. Il n'a pas été possible de mettre en évidence une sensibilité à la lumière polarisée. Les Hannetons peuvent fixer une direction au cours d'une migration préalimentaire effectuée par ciel couvert, cette direction est alors retrouvée les jours suivants, même si le ciel est complètement bouché. Par contre, ils sont déroutés par ces dernières conditions atmosphériques si la sortie préalimentaire a eu lieu par temps clair.

Dans la nature, les vols s'observent au crépuscule et pendant les belles matinées. L'après-midi l'activité est nulle, les insectes capturés au cours d'un vol préalimentaire crépusculaire et libérés l'après-midi dans un lieu inconnu ne sont plus capables de retrouver leur direction : ils se réfugient alors vers le site attractif le plus proche ; les femelles pondeuses, au contraire, sont peu troublées. A l'obscurité ou en éclairage artificiel, le rythme nycthéral est rompu et les insectes ne cherchent plus à s'envoler.

*Reçu pour publication le 20 mars 1958.*

#### SUMMARY

The authors deal with the systematic study of behaviour of the common cockchafer *M. melolontha* L. during its different migrations (day and crepuscular flights) by placing the captured insects either immediately or several days later, at morning, in an unknown landscape.

The insects flying for breeding or after oviposition generally find, when captured, their initial direction again. 70 p. c. of insects captured during prealimentary flight and permitted to fly on the following mornings, found their initial flight direction again. In case of day-flights there is conflict between landscape and direction when the starting-point is placed in a symmetrical



landscape close to an attractive wood-border (120 m). It seems that landscape does not influence when starting happens in wood-neighbourhood (40 m).

The prealimentary flight of the females presents a preliminary characteristic phase, unknown in males. In rearing-cages grown-up females show the same behaviour when first flying, either with half-mature ovaries or ready for oviposition. This behaviour contributes perhaps to adapt the psychophysiological « functions » of long-lasting memory peculiar to females. This preliminary stage is followed, as the case may be, by a choice of the attractive matter and by « physical impregnation » of the insect with the chosen flight direction.

The other migrations have a stereotypical aspect and follow this main direction whatever the landscape may be. Oviposition flight will ever be opposite to prealimentary flight, flight-back-after-oviposition will always go like the latter.

Neither secondary flying during the alimentary period, nor experimental artefacts (altering the period of illumination, cold (+ 2°C) narcosis with CO<sup>2</sup> and NO<sup>2</sup>) can modify this behaviour. Smoke curtains are ineffective on females ready for oviposition ; they fly over the curtain. But if the wood-border is hidden to insects on prealimentary flights or flights-back-after-oviposition, they turn to the nearest attractive point. Nevertheless these insects gathered before their arrival to the smoke curtain, find their previous direction again and fly over the curtain.

The maintenance of flight-direction during migrations (oviposition flights and flights back-after oviposition) in spite of climacteric variations and independently of landscape, explains the ethology of *M. melolontha* whose breeding-places remain generally localised.

Some cosmic marks could be shown : the sun serves as a guide during day journeys and the authors could distract insects in hiding the sun and showing them its picture in a mirror, serving now as a guide. Sensibility to polarized light could not be put in evidence. The cockchafers can determine a direction during a prealimentary migration done under a cloudy sky ; they find out this direction again the following days though the sky may be entirely covered. They are however disorientated by those weather conditions, if the prealimentary flight has been done during clear weather.

In nature, the flights are observed at sunset and during fine mornings ; there is no activity in the afternoon. In prealimentary crepuscular flights, captured insects, released in the afternoon in an unknown landscape, are unable to find out their flight-direction, so they fly to the nearest attractive matter. However, the females ready for oviposition are only little disturbed. The nycthemeral rhythm is broken by darkness or artificial lighting and the insects do not wish any more to fly.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Verfasser beschäftigen sich mit der systematischen Untersuchung des Verhaltens des Feldmaikäfers *M. melolontha* L. während seinen verschiedenen Wanderungen (Tages- und Dämmerungszüge) indem sie die Käfer in einer denselben unbekannten Landschaft aussetzten, sei es sogleich nach dem Einfangen oder einige Tage später im Laufe des Morgens.

Die auf dem Eiablagefluge oder auf dem Fluge nach erfolgter Eiablage

befindlichen Käfer finden nach dem Einfangen ihre Richtung wieder. Fängt man aber beim Dämmerungsflug erstmalig ausfliegende Käfer und lässt sie am darauffolgenden Morgen wieder ausfliegen so schlagen 70 p. 100 die ursprüngliche Orientierungsrichtung ein. Bei tagsüber erstmalig ausfliegenden Käfern treten Landschaft und Flugrichtung in Konkurrenz wenn man sie in einer spiegelbildlich-symmetrischen Landschaft in gewissen Abstände (120 m) eines Waldrandes wieder ausfliegen lässt. Die Landschaft scheint aber nicht mehr zu beeinträchtigen wenn der Ausflug in Waldnähe (40 m) erfolgt.

Bei den Weibchen zeigt der Ausflug eine charakteristische Vorphase, die beim Männchen nicht zu beobachten ist. Dieses Gebaren haben bei ihrem ersten Ausfluge auch gezüchtete Weibchen, die noch nie zum Fluge kamen, wenn man sie bei angefangener oder sogar nach erfolgter Eireifung fliegen lässt. Dieses Verhalten fördert vielleicht die Empfänglichkeitsbereitschaft des psycho-physiologischen Gefüge des nur beim Weibchen vorhandenen langfristigen Gedächtnisses. Diesem vorbereitenden Stadium folgen gegebenenfalls das Aussuchen des Flugzieles und die « psychische Imprägnierung » des Käfers durch die erkorene Flugrichtung.

Die anderen Wanderungen haben einen stereotypen Charakter und weisen alle diese Vorzugsrichtung, gleichwie die Landschaft auch sei. Der Eiablageflug ist stets dem erstmaligen Ausfluge entgegengesetzt, der Flug nach getätigter Eiablage verläuft im gleichen Sinne.

Weder die während der Frassperiode stattfindenden Nebenflüge noch die experimentellen, künstlichen Umstände (verschobene Beleuchtung, Kälte (+ 2°), Narkose mit CO<sup>2</sup> und NO<sup>2</sup>) vermögen dieses Verhalten zu beeinträchtigen. Künstliche Nebelwände haben keinen Effekt auf zur Eiablage schreitende Weibchen : sie überfliegen dieselben. Verdeckt man aber den erstmalig ausfliegenden oder den nach Eiablage fliegenden Käfern den angeflogenen Waldrand so schwenken diese Käfer nach dem nächstgelegenen Anziehungspunkt. Fängt man sie aber vor der Nebelwand so finden sie ihre ursprüngliche Flugrichtung wieder und überfliegen sogleich die Nebelwand.

Das Anhalten, trotz klimakterischen Schwankungen und trotz Landschaftswechsel an die Flugrichtungen (vor und nach der Eiablage), erklärt die Ethologie von *M. melolontha* dessen Brutplätze im allgemeinen lokalisiert bleiben.

Es wurden einige Himmelsmarken festgestellt : während den Tagesflügen dient die Sonne als Wegweiser. Es gelang den Verfassern die Käfer zu täuschen indem sie ihnen die Sonne verdeckten und dessen Spiegelbild zeigten das dann als Himmelsmarke verwendet wurde. Eine Empfindlichkeit polarisiertem Lichte gegenüber war nicht feststellbar. Während des erstmaligen Ausfluges können sich die Maikäfer, bei bedeckten Himmel, eine bestimmte Richtung merken und finden dieselbe anderen Tages wieder, selbst bei vollständig geschlossener Wolkendecke. Solche atmosphärische Gegebenheiten verwirren die Käfer deren erstmaliger Ausflug bei klarem Himmel erfolgte.

Im Freien fliegen die Käfer abends aus und, bei schönem Wetter, auch morgens. Nachmittags herrscht keine Flugtätigkeit. Beim abendlichen Ausfluge eingefangene Käfer, die im Laufe des Nachmittags in einer ihnen unbekannten Landschaft ausgesetzt werden vermögen ihre Flugrichtung nicht wieder zu finden und fliegen dem nächstgelegenen Anziehungspunkte zu ; eireife Weibchen hingegen, sind nur wenig beeinträchtigt. Dunkelheit und künstliche Beleuchtung stören den Tagesrhythmus (rythme nycthemeral) ; die Käfer versuchen nicht mehr auszufliegen.

# RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(pour plus de détails se reporter aux publications marquées d'un astérisque \*).

- (1 a) CHAPMAN (J. A.). — Studies on summit-frequenting insects in western montana. *Ecology*, **35**, n° 1, p. 41-49, 1954.
- (1 b) CHAPMAN (J. A.). — A further consideration of summit ant swarms. *Canad. Entom.*, **39**, 389-395, 1957.
- (2) COUTURIER (A.). — Caractères des pullulations du Hanneton commun (*M. melolontha* L.) dans l'Est de la France. *IX<sup>e</sup> Congr. Intern. Entom.*, Amsterdam 1951.
- (3) COUTURIER (A.) et ROBERT (P.). — Remarques à propos d'un vol très localisé du Hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.) observé aux environs de Colmar en 1950. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **4**, p. 165-166, 1951.
- (4) COUTURIER (A.) et ROBERT (P.). — Observations préliminaires sur le déterminisme de l'orientation des vols crépusculaires du *M. melolontha*. *IX<sup>e</sup> Congr. Intern. Entom.*, Amsterdam 1951.
- (5) COUTURIER (A.) et ROBERT (P.). — in : La lutte chimique contre les Hannetons et les Vers blancs. *Actualités Agron.*, Sér. C, n° 1, 159 p., I.N.R.A., Paris, 1954.
- (6) COUTURIER (A.) et ROBERT (P.). — Maintien de la direction de vol chez *Melolontha melolontha* L. (Coléopt. Scarabeidae). *C. R. Acad. Sci.*, **240**, p. 2561-2563, 1955.
- (7\*) COUTURIER (A.) et ROBERT (P.). — Recherches sur le comportement du Hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.) au cours de sa vie aérienne. *Ann. Epiphyties*, Sér. C, n° 1, p. 19-60, 1955.
- (8) COUTURIER (A.) et ROBERT (P.). — Orientation « astronomique » et déterminisme de la direction des grands vols chez *Melolontha melolontha* L. (Coleopt. Scarabeidae). *C. R. Acad. Sci.*, **242**, p. 3121-3124, 1956.
- (9) COUTURIER (A.) et ROBERT (P.). — Signification au point de vue agricole de l'orientation astronomique du Hanneton commun. *C. R. Acad. Agric., Fr.*, **6**, p. 350-352, 1957.
- (10) COUTURIER (A.) et ROBERT (P.). — Principaux aspects de l'orientation astronomique chez le Hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.). *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar*, **47**, t. IV, p. 27-42, 1956.
- (11) COUTURIER (A.) et ROBERT (P.). — Recherches sur la faculté d'orientation du Hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.) (Coléopt. Scarabeidae). *C. R. Acad. Sci.*, **245**, p. 2399-2401, 1957.
- (12) FRAENKEL (G.). — Die Wanderungen der Insekten. *Ergebnisse der Biologie*, IX, p. 1-238, Berlin, 1932.
- (13a) FRISCH (K.) (von). — Die Fähigkeit der Bienen, die Sonne durch die Wolken wahrzunehmen. *Bayer. Akad. Wiss.*, p. 127-199, München, 1954.
- (13 b\*) FRISCH (K.) (von). — Die Bienen und ihr Himmelskompass. *Reden und gedenkworte (Orden Pour le mérite)*, 2, p. 135-161, 1956-57.
- (14) FRISCH (K.) et LINDAUER (M.). — Himmel und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen. *Naturwiss.*, **41**, p. 245, 1954.
- (15) GRASSE (P. P.). — Les rassemblements de sommeil des Hyménoptères et leur interprétation. *Bull. Soc. Entom. Fr.*, t. XLVII, n° 9, p. 142-148, 1942.
- (16) HURPIN (B.). — Essais de laboratoire sur l'orientation des vols préliminaires du Hanneton commun. *Ann. Sc. Nat.*, 1958.



- (17\*) JANDER (R.). — Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise (*Formica rufa* L.). *Zeitschr. vergl. Physiol.*, **40**, p. 162-238, 1957.
- (18) MEDIONI (J.). — L'orientation « astronomique » des arthropodes et des oiseaux. *Ann. Biol.*, **32**, n° 1-2, p. 37-67, 1956.
- (19) MEUNIER (K.). — Experimentelles über den Schwärmttrieb und das periodische Auftreten verschiedener Aktivitätsformen beim Maikäfer (*Melolontha melolontha* L.). *Z. f. angew. Entomologie*, **14**, p. 91-139, 1929.
- (20\*) PAPI (F.), SERRETTI (L.), PARRINI (S.). — Nuove ricerche sull'orientamento e il senso del tempo di *Arctosa perita* (Latr.) (*Araneae lycosidae*). *Z. Vergl. Physiol.*, **39**, p. 531-561, 1957.
- (21) PARDI (L.). — L'orientamento diurno di *Tylos latreillii* (Aud. & Sav.) (Crustacea-Isopoda Terrestria). *Boll. Ist. Mus. Zool. Univ., Torino*, vol. 4, n° 11, p. 1-32, 1953-54.
- (22\*) PARDI (L.). — Orientamento solare in un Tenebrionide alofilo : *Phaleria provincialis* Fauv. (Coleopt.). *Boll. Ist. Mus. Zool. Univ., Torino*, vol. 5, n° 1, 39 p., 1955-56.
- (23) PARDI (L.) et GRASSI (M.). — Experimental Modification of Direction-Finding in *Talitrus saltator* (Montagu) and *Talorchestia deshayesei* (Aud.) (Crustacea-Amphipoda). *Experientia*, vol. XI-5, p. 202, 1955.
- (24) ROBERT (P.). — L'évolution d'une population de Hannetons communs (*Melolontha melolontha* L.) dans un foyer simple à Rouffach (Haut-Rhin). *Ann. Epiphyties*, II, p. 257-281, 1953.
- (25) SCHNEIDER (F.). Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer (*Melolontha vulgaris* F. und *M. hippocastani* F.) sowie über die Entstehung von Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen. *Mitteil. Schweiz. Ent. Ges.*, **25**, p. 269-340, 1952.
- (26) SCHNEIDER (F.). — Zur Orientierung des Maikäfers beim Rückflug. *Mitteil. Schweiz. Ent. Ges.*, **29**, p. 69-70, 1956.
- (27) SCHNEIDER (F.). — Neue Beobachtungen über die Orientierung des Maikäfers. *Schw. Z. Obst.-u. Weinb.*, **18**, p. 414-415, 1957.
- (28) VIAUD (G.). — Taxies et tropismes dans le comportement instinctif, in : *L'Instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, p. 5-49, Paris, 1956.
- (29\*) WILLIAMS (C. B.). — Insect migration. *Ann. Rev. Entom.*, **2**, p. 163-180, 1957.
-



FACTEURS D'APPARITION  
DES FORMES SEXUPARES OU SEXUÉES  
CHEZ LE PUCERON CENDRÉ DU POMMIER  
(*Sappaphis plantaginea* Pass.)

PAR

L. BONNEMAISON

Station centrale de Zoologie agricole, Versailles.

---

PLAN DU MÉMOIRE

Introduction.

- I. — Température.
- II. — Lumière.
- III. — Alimentation.
- IV. — Effet de groupe.
- V. — Facteur fondatrice.
- VI. — Facteur interne.
- VII. — Obtention d'œufs d'hiver sur la plante-hôte secondaire.

Résumé.

Références bibliographiques.

INTRODUCTION

J'ai étudié dans un mémoire (1951) les facteurs généraux d'apparition des formes sexuées chez plusieurs *Aphidinae* : *Brevicoryne brassicae* L., *Myzodes (Myzus) persicae* SULZ, *Aphis saliceti* KALT., et *Sappaphis plantaginea* PASS.

J'ai montré que plusieurs facteurs intervenaient dans le déclenchement de l'apparition des formes sexuées : facteur interne, température, lumière, alimentation, effet de groupe et un « facteur fondatrice ».

J'ai signalé qu'il existait des différences assez marquées entre

*B. brassicae* et *M. persicae* d'une part, et *S. plantaginea* d'autre part. Les sexupares des deux premières espèces engendrent une descendance mixte comprenant des formes virginipares et des formes sexuées ; sous diverses conditions expérimentales, il est relativement facile d'obtenir des modifications de la composition de la descendance des sexupares et d'augmenter rapidement la proportion des formes virginipares ; il a pu être obtenu en un petit nombre d'années des lignées de *B. brassicae* et de *M. persicae* où les formes sexupares n'apparaissent plus.

Il n'en est pas de même pour *S. plantaginea* <sup>(1)</sup> ; les sexupares aptères engendrent d'autres sexupares aptères, des sexupares ailés (ou gynopares) donnant des femelles sexuées et des mâles, comme le font ceux de *B. brassicae* et *M. persicae*. Dans mes premiers essais, les sexupares ailés de *S. plantaginea* n'ont pu se reproduire sur le Plantain : élevés sur le Pommer, ils ont donné exclusivement naissance à des femelles sexuées.

Par ailleurs, il se maintient toujours pendant les automnes et hivers doux une certaine proportion de virginipares de *B. brassicae* et de *M. persicae* alors que tous les *S. plantaginea* engendrent des sexupares aptères ou ailés ; il ne subsiste finalement aucun individu parthénogénétique.

Autrement dit, il existe chez *S. plantaginea* un facteur interne marqué qui conduit à la production exclusive des formes sexuées à l'automne.

Il est mentionné dans les pages suivantes les résultats d'expériences, poursuivies de 1949 à 1958, faites en vue de compléter les recherches mentionnées dans mon précédent mémoire (1951) ; ces essais concernent l'action de la température, de la lumière, de l'alimentation, de l'effet de groupe, du facteur fondatrice, et enfin la constitution d'une lignée à reproduction exclusivement parthénogénétique <sup>(2)</sup>.

Il a été élevé plusieurs lignées à partir de la descendance de fondatrices isolées en plein air au printemps des années 1949 (lignée 1949), 1952 à 1957.

Pour la lignée 1949, la reproduction parthénogénétique a été maintenue pendant l'hiver en soumettant les pucerons à une longue photopériode, ou à une température élevée, ou à une combinaison des deux. Des pucerons ont été prélevés à plusieurs reprises dans cette lignée et placés sous diverses conditions expérimentales.

Dans les élevages réalisés au laboratoire à la lumière naturelle et à une température moyenne de 18-20°, les sexupares aptères apparaissent en premier et sont suivis des sexupares ailés ; ces derniers naissent à partir du 8-10 août et deviennent adultes entre le 20 et le 25 août, mais ils n'apparaissent d'une façon régulière qu'à partir du 27-30 août, c'est-à-dire lorsque la durée de la phase diurne est de 13 h. 30. Les mâles et les femelles

<sup>(1)</sup> La biologie de *S. plantaginea* sera étudiée dans une publication ultérieure.

<sup>(2)</sup> Je remercie M. et M<sup>me</sup> KARADY, Agents techniques, pour l'aide précieuse qu'ils m'ont apportée au cours de ces essais.

ne naissent qu'à partir du 7-10 septembre, c'est-à-dire lorsque la durée de l'éclairement est de 13 h.

En plein air, les sexupares aptères ou ailés naissent à partir du 20-25 août (durée du jour 13 h. 45, température moyenne 17°5), les mâles et femelles à partir du 15 septembre (durée du jour : 12 h. 30, température moyenne 15°).

L'ordre de succession des diverses formes varie suivant que la tendance à la production des formes sexuées est plus ou moins accusée ; à la première génération, les sexupares aptères apparaissent les premiers, puis les sexupares ailés et enfin les mâles ; à la génération suivante, les sexupares ailés naissent en mélange avec les sexupares aptères et les mâles apparaissent relativement beaucoup plus tôt ; enfin, à la 3<sup>e</sup> génération, il n'est souvent relevé que des sexupares ailés et des mâles ; dans quelques cas, les sexupares aptères engendrent exclusivement des mâles.

Dans les conditions naturelles, la durée de l'éclairement diminuant progressivement à l'automne, il est logique que la proportion des formes sexuées augmente régulièrement dans les 3 ou 4 générations qui se succèdent à l'automne (tableau II, élevage à 19°). Il était intéressant de préciser si les premiers sexupares ailés ou les mâles apparaissaient plus tôt dans la première génération produisant des formes sexupares (celles-ci naissant à la fin de la période de reproduction) ou dans la génération suivante, les formes sexuées apparaissant relativement plus tôt au cours de la période de ponte.

L'exemple suivant est fourni par l'élevage de la lignée 1949 à la lumière naturelle et à une température de 18-20° au cours de l'automne 1954, les générations se succédant à 8-10 jours d'intervalle. La 127<sup>e</sup> génération n'a donné que des formes aptères qui sont nées entre le 19 juillet et le 14 août.

TABLEAU I

*Dates d'apparition des formes sexuées dans la descendance de plusieurs générations consécutives.*

Dates des naissances	128 <sup>e</sup> génération 3/8-13/9	129 <sup>e</sup> génération 14/8-13/9	130 <sup>e</sup> génération 21/8-8/10	131 <sup>e</sup> génération 27/8-9/10	132 <sup>e</sup> génération 4/9-19/10
6/8-24/8 .....	102 A	75 A			
27/8 .....	8	9-23 SL	27 A 7 SL		
30/8 .....	4	9-15	4-31	3 A-39 SL	
2/9 .....	1-6 SL	1-10	-32	1 A-54	
4/9 .....	1-1	-5	-19	-3	
7/9 .....		-5-1 M	-18	-26	-3 SL
10/9 .....	-1	-2	-10-2 M	-16-10 M	1-8 M
13/9-19/10 .....			-16	7-44	9-73

A : Virginipares ou sexupares aptères. SL : sexupares ailés. M : Mâles.

On voit que les formes sexuées sont apparues à une date plus précoce dans les 129, 130, et 131<sup>e</sup> générations que dans la 128<sup>e</sup> ; cela aurait été encore plus accusé si les générations s'étaient succédées à une cadence plus rapide ; ceci montre que la production des formes sexuées n'est pas liée étroitement à la sénilité des ovaires mais dépend principalement de la photopériode.

## I. — TEMPÉRATURE

L'expérience, dont les résultats sont indiqués dans le tableau ci-dessous, a été commencée à la fin du mois de septembre 1950 et réalisée avec des pucerons aptères de la 30<sup>e</sup> génération de la lignée 1949, élevée à la lumière naturelle et à la température de 19°, où il était apparu 69 p. 100 de sexués.

TABLEAU II

*Influence de la température sur la reproduction sexuée ;  
élevage à la lumière naturelle.*

Générations	Temp. variable moy. 19°		Température constante 22°		Température constante 24°	
	Composition	% sexués	Composition	% sexués	Composition	% sexués
30 <sup>e</sup> .....	39 A - 47 SL - 43 M	69				
31 <sup>e</sup> .....	72 A - 79 SL - 38 M	61,9	121 A - 1 SL - 1 M	1,6	117 A - 7 M	5,7
32 <sup>e</sup> .....	8 A - 134 SL - 54 M	95,9	140 A - 24 SL - 14 M	21,3	119 A	0
33 <sup>e</sup> .....	107 SL - 46 M	100	60 A - 11 SL - 19 M	33,3	377 A	0

30 aptères obtenus dans la 30<sup>e</sup> génération ont été répartis dès la mue imaginale en 3 lots de 10 qui ont tous été élevés à la lumière naturelle ; le premier lot a été placé au laboratoire à une température moyenne de  $19 \pm 1^\circ$  et les deux autres ont été mis dans des étuves vitrées réglées aux températures constantes de 22 et de 24°.

On voit qu'une température constante de 22° permet la naissance des sexupares ailés et des mâles mais qu'elle diminue notablement la proportion des formes sexuées.

À une température constante de 24°, les sexupares ailés ne sont plus apparus dès la première génération mais il a pu naître quelques mâles ; la reproduction est devenue exclusivement parthénogénétique dès la génération suivante.

Par comparaison avec l'élevage témoin fait à la température de 19° on peut conclure que la température de 24° a inhibé la production des sexupares ailés chez les aptères venant de devenir adultes dès le 3<sup>e</sup> jour après le début de son application ; par contre les mâles sont apparus le 10<sup>e</sup> jour de la période de reproduction, à 24° comme à 19°. Il est à noter que sur les 7 mâles qui ont été obtenus dans cette génération, 3 étaient aptères.



La production des mâles a été inhibée par la température de 24° à la 2<sup>e</sup> génération, soit moins de 22 jours après l'application de cette température aux aptères adultes de la 1<sup>re</sup> génération.

Une autre expérience a été faite en 1952 ; un lot de 10 aptères et un lot de 3 aptères ont été prélevés dans la 73<sup>e</sup> génération de la lignée 1949 et ont été élevés dès la mue imaginale à une température constante de 24° et à la lumière permanente, en comparaison avec des pucerons aptères de la même lignée et devenus adultes le même jour, qui ont été élevés à la lumière naturelle et à une température de 18-20°.

Les formes de pucerons obtenues dans les élevages de 10 pucerons ont été les suivantes :

Génération	Lumière naturelle 18-20°		Lumière permanente 24°	
	Dates naissances	Formes	Dates naissances	Formes
74 <sup>e</sup> .....	17/ 9-30/ 9	4 A - 37 SL - 69 M	16/ 9- 3/10	9 A - 10 SL - 48 M
75 <sup>e</sup> .....	6/10- 8/11	10 A - 47 SL - 24 M	3/10-14/10	39 A

Le lot de 3 aptères, élevé à la lumière naturelle, a donné entre le 16 et le 25 septembre 5 SL et 13 M. L'action combinée de la lumière permanente et d'une température constante de 24° n'a pu empêcher la naissance de sexupares ailés ni de mâles à la 74<sup>e</sup> génération ; il n'est apparu aucun sexupare ou mâle à la 75<sup>e</sup> génération ou dans les générations suivantes. Étant donné que le premier sexupare ailé de la 75<sup>e</sup> génération du lot placé à la lumière naturelle est né le 6 octobre, on peut en conclure qu'il a pu être obtenu le passage de la reproduction sexuée à la reproduction agame en moins de 24 jours.

L'expérience inverse a été faite en février et mars 1954 avec la même lignée élevée depuis plusieurs générations à 24° et ne donnant que des formes aptères. 10 aptères ont été enlevés dès la mue imaginale (26 février) de l'étuve et élevés à la lumière naturelle et à 20° ; le premier sexupare ailé est né le 4 mars et le premier mâle le 17 mars, soit respectivement 7 et 20 jours après leur transfert.

Un autre essai a été fait dans les mêmes conditions en février 1955. 10 aptères provenant d'un lot élevé à 24° ont été placés dès la mue imaginale (25 février) à la lumière naturelle et à 20° ; ils sont morts le 4 mars après n'avoir donné que des aptères qui, élevés dans les mêmes conditions et devenus adultes le 11 mars, n'ont engendré aucun aptère, mais des sexupares ailés dès le 12 mars et des mâles à partir du 20 mars, soit respectivement 16 et 24 jours après le début de l'expérience.

Une température de 24° appliquée à un sexupare ailé dès la mue imaginale peut entraîner le remplacement de la production des femelles sexuées par celle de pucerons parthénogénétiques.

9 sexupares ailés ont été mis dans une cage renfermant des feuilles de Pommier et de Plantain qui a été placée dans une étuve à 24°. Ils ont donné 66 larves dont 4 seulement sont parvenues au dernier âge : 2 d'entre elles, pondues le 1<sup>er</sup> ou le 2<sup>e</sup> jour après le début de l'expérience étaient des femelles ; les deux autres, nés le 7<sup>e</sup> ou le 8<sup>e</sup> jour, étaient des pucerons aptères.

Les conclusions suivantes peuvent être tirées de ces expériences :

1° Une température constante de 22° appliquée pendant plusieurs générations consécutives sur des sexupares aptères diminue la proportion des formes sexuées mais n'inhibe pas totalement la production des sexupares ailés ni celle des mâles.

2° Une température constante de 24° appliquée à des sexupares aptères inhibe la production des sexupares ailés dès le 3<sup>e</sup> jour mais celle des mâles n'est inhibée qu'à la seconde génération, soit moins de 22 jours après le début de l'expérience. La combinaison d'une température constante de 24° et de la lumière permanente n'accélère pas le passage de la reproduction sexuée à la reproduction agame.

3° Des virginipares aptères élevés dès la mue imaginale à une température de 20° et sous un éclairage naturel d'une durée de 11 h donnent des sexupares ailés et des mâles respectivement 7 à 16 jours et 20 à 24 jours après le début de l'expérience.

#### **Action des températures alternées sur la production des formes sexuées.**

SHIBATA (1952) a obtenu une augmentation de la proportion des mâles en soumettant des sexupares aptères de *Callipterus kulikola* MATS. à des températures alternées. Les résultats les plus accusés ont été fournis par un seul séjour pendant 3 h (5 à 15 mn suffisent) à 15° suivi du maintien pendant 1 h à 25°.

Les expériences ci-dessous ont été faites en vue de préciser si *S. plantaginea* présentait la même sensibilité que *C. kulikola* aux températures alternées.

#### **EXPÉRIENCE N° 1 :**

L'essai a été fait avec des aptères provenant de la lignée 1949 élevés sous une lumière permanente pour la 1<sup>re</sup> série ; les géniteurs de la 2<sup>e</sup> et de la 3<sup>e</sup> séries des lots A, B et C ont été prélevés respectivement parmi ceux de la 1<sup>re</sup> et de la 2<sup>e</sup> séries le 3<sup>e</sup> jour après le début de l'expérience.

Il a été constitué 3 lots comprenant chacun 20 aptères :

A : Élevage à la lumière naturelle et à la température moyenne de 20°.

B : Pucerons mis aussitôt après la mue imaginale à 15° pendant 3 h

et à 25° pendant 3 h, une seule fois ; les pucerons et leurs descendants ont été ensuite élevés comme le lot A.

C : Pucerons mis dès la mue imaginale à 15° pendant 3 h, puis à 25° pendant 3 h, puis à 20° pendant 18 h tous les jours jusqu'à leur mort.

Dans les trois cas, les larves étaient séparées chaque jour de leur mère et élevées à la lumière naturelle et à 20°.

Le lot D se rapporte à des pucerons provenant de la même lignée 1949 mais élevés depuis le printemps à la lumière naturelle et à la température du laboratoire.

Ces 3 séries d'essais ont fourni les résultats suivants exprimés en pourcentages de sexuels (sexupares ailés et mâles) ou de mâles ; les chiffres entre parenthèses indiquent les dates des naissances :

	1 <sup>re</sup> Série (24/9-17/10)		2 <sup>e</sup> Série (10/10-2/11)		3 <sup>e</sup> Série (24/10-16/11)	
	% sex.	% M.	% sex.	% M.	% sex.	% M.
Lot A	28	0	32	0	68	42
Lot B	57	2	20	1	99	87
Lot C	32	0	24	0	100	74
Lot D	45	5	100	84		

#### EXPÉRIENCE N° 2 :

Elle a été commencée en février 1957 avec des aptères dont le développement larvaire s'était fait en entier sous une lumière permanente. Ces aptères ont été répartis entre différents lots qui présentaient les caractéristiques suivantes :

Lot A — Elevage à la lumière naturelle et 20°.

Les lots B, C et D ont été placés dès la mue imaginale une fois et pendant 6 à 24 h à des températures alternées puis ils ont été élevés comme le lot A.

Lot B : 3 h à 15° puis 3 h à 25° puis à 20°.

Lot C : 8 h à 15° puis 16 h à 25° puis à 20°.

Lot D : 3 h à 10° puis 3 h à 25° puis à 20°.

Le lot E a été placé tous les jours 3 h à 15°, 3 h à 25°, 18 h à 20° jusqu'à la mort des adultes ; les larves étaient élevées à 20°.

Les pourcentages d'ailés sexupares ont été de 79 p. 100 pour le lot A, de 54 p. 100 pour le lot B, de 53 p. 100 pour le lot C, de 72 p. 100 pour le lot D et de 50 p. 100 pour le lot E ; il n'a pas été obtenu de mâles.

On peut conclure de ces essais que les températures alternées appliquées chaque jour aux géniteurs diminuent parfois le pourcentage de sexuels mais non celui des mâles ; une alternance de températures (15-25°) appliquée une fois à une action irrégulière.

## EXPÉRIENCE N° 3 :

Cet essai a été fait en septembre 1957 avec des aptères de la lignée 1949 élevés à la lumière permanente jusqu'à la mue imaginale puis soumis aux conditions ci-dessous une seule fois ; il est mentionné les pourcentages de sexuels (Sex.) et de mâles (M) relevés dans chaque lot.

Lot A, témoin, 20° 82 p. 100 Sex., 23 p. 100 M.

Lot B, 6 h à 15°, 18 h à 24°, puis à 20° 81 p. 100 Sex., 22 p. 100 M.

Lot C, 6 h à 10°, 18 h à 24°, puis à 20° 84 p. 100 Sex., 27 p. 100 M.

Lot D, 6 h à 5°, 18 h à 24°, puis à 20°, 70 p. 100 Sex., 14 p. 100 M.

## EXPÉRIENCE N° 4 :

Elle a été commencée à la fin d'octobre 1957 et réalisée comme précédemment mais avec des températures différentes.

Lot A, témoin, 20° 94 p. 100 Sex., 8 p. 100 M.

Lot B, 6 h à 10°, 18 h à 24°, puis à 20° 97 p. 100 Sex., 10 p. 100 M.

Lot C, 6 h à 5°, 18 h à 24°, puis à 20°, 62 p. 100 Sex., 0,9 p. 100 M.

Lot D, 8 h à 5°, 16 h à 24°, puis à 20°, 43 p. 100 Sex., 4,2 p. 100 M.

Lot E, 8 h à 0°, 16 h à 24°, puis à 20°, 32 p. 100 Sex., 2,6 p. 100 M.

Pour les exp. n° 3 et 4, les pourcentages de sexuels et de mâles sont significativement plus faibles dans les lots où les écarts de températures sont les plus grands.

Dans l'expérience n° 3, les mâles sont apparus le même jour dans tous les lots, c'est-à-dire le 16<sup>e</sup> jour après le début de l'expérience.

Dans l'expérience n° 4, les sexupares ailés et les mâles sont apparus dans un délai variable après l'unique séjour à une température basse puis haute.

	Lot A	B	C	D	E
Début d'apparition des SL...	2	2	10	13	12
Début d'apparition des M....	15	18	19	20	19

Il est à remarquer que :

1° Le pourcentage de sexuels est d'autant plus faible que les mères ont été exposées à une température plus basse, comprise entre 0 et 5° ; une température de 10° est sans effet.

2° Ces températures alternées ont retardé de 8 à 11 jours l'apparition des sexupares ailés et de 3 à 5 jours celle des mâles.

## EXPÉRIENCE N° 5 :

Afin de pouvoir étudier d'une façon plus précise l'influence des températures alternées sur la production des mâles, l'essai n'a pas été réalisé sur des pucerons dont la croissance larvaire s'était faite sous une lumière permanente mais sur des pucerons adultes dont toute la croissance larvaire avait eu lieu sous une photopériode de 8-9 h ; on était donc certain d'obte-



nir dans la descendance de ces pucerons une proportion très élevée de mâles.

Dès la mue imaginale, les pucerons ont été répartis dans 8 lots :

A. — Lumière naturelle, 20°.

B. — Une fois 5 h à 0° puis 3 h à 24°, puis à 20°.

C. — Une fois 5 h à 5° puis 3 h à 24°, puis à 20°.

D. — Une fois 5 h à 10° puis 3 h à 24°, puis à 20°.

E. — Une fois 5 h à 15° puis 3 h à 24°, puis à 20°.

F. — Une fois 8 h à 15° puis 16 h à 24°, puis à 20°.

G. — Tous les jours, 8 h à 15° puis 16 h à 24°.

H. — Élevage à une température constante de 24°.

Il n'a pas été obtenu un seul aptère dans les lots A, B, C, D, E et F ; il a été noté exclusivement des sexupares ailés le 1<sup>er</sup> jour de la ponte, les mâles sont apparus dès le 3<sup>e</sup> jour. Dans le lot G, des aptères ont été notés durant les 3 premiers jours de ponte ainsi que les 9<sup>e</sup> et 18<sup>e</sup> jours après le début de la reproduction. Enfin, pour le lot H, il a été relevé uniquement des sexupares ailés durant les deux premiers jours de ponte, des sexupares ailés et des aptères en mélange du 2<sup>e</sup> au 11<sup>e</sup> jour, exclusivement des aptères à partir du 12<sup>e</sup> jour.

Des températures alternées présentant de faibles écarts de températures sont donc sans influence sur la production des mâles, qu'elles soient appliquées une seule fois ou quotidiennement ; elles ont un effet peu marqué sur la production des sexuels. Par contre, des températures alternées nettement différentes semblent avoir une action assez nette mais dont l'influence n'est pas durable (exp. n° 4). On pouvait donc envisager de retarder et même de supprimer l'apparition des sexupares et des mâles en faisant intervenir une température basse, de l'ordre de 5° (0° entraînant une forte mortalité) à des intervalles suffisamment rapprochés.

#### EXPÉRIENCE N° 6 :

C'est sur ces bases qu'a été réalisée l'expérience n° 6 qui a été commencée le 16 novembre. Les géniteurs ont été prélevés dans la lignée élevée à la lumière permanente dès la mue imaginale. La température minimum a été uniformément de 5° appliquée pendant 8 h, la température maximum de 24° (sauf pour le lot C) appliquée pendant 16 h mais ces températures alternées dans le cycle de 24 h ont été appliquées 1 fois (lot B), tous les 5 jours (lot D), tous les 8 jours (lots D. E.), tous les 10 jours (lot F) ou tous les jours (lot G).

Les caractéristiques des 6 lots étaient donc les suivantes :

Lot A. — Lumière naturelle 20°.

Lot B. — Une fois 8 h à 5°, 16 h à 24°, puis à 20°.

Lot C. — Une fois 8 h à 15°, puis à 20°.

Lot D. — 8 h à 5°, 16 h à 24° tous les 5 jours.

Lot E. — 8 h à 5°, 16 h à 24° tous les 8 jours.

Lot F. — 8 h à 5°, 16 h à 24° tous les 10 jours.

Lot G. — 8 h à 5°, 16 h à 24° tous les jours.

Les larves de tous les lots étaient séparées chaque jour de leur mère et élevées comme le témoin.

Il n'est apparu qu'un nombre insignifiant de mâles à partir du 23<sup>e</sup> au 27<sup>e</sup> jour après le début de l'expérience ; le pourcentage des sexuelles a varié pour les lots A à F de 40 à 55 p. 100 mais il n'a été que de 31 p. 100 pour le lot G. Les sexupares ailés ont été notés à partir du 7<sup>e</sup> jour de ponte pour les lots A à F et seulement du 14<sup>e</sup> pour le lot G.

Dans les différents lots, l'apparition des aptères s'est poursuivie pendant un temps variable après la mue imaginale ; elle a été notée jusqu'au 20<sup>e</sup> jour pour les lots A à F et jusqu'au 28<sup>e</sup> jour pour le lot G.

Des températures alternées appliquées 5, 8, ou 10 jours après le 1<sup>er</sup> traitement (lots D, E, F) n'ont donc provoqué une augmentation de la période de production des virginipares.

Cet échec pouvait être attribué à deux causes : les ovaires commençant à se développer dès les premiers stades larvaires, il était possible que les températures alternées soient appliquées trop tardivement dans les expériences précédentes ; d'autre part, de meilleurs résultats pouvaient être espérés en faisant intervenir ces températures alternées à des intervalles inférieurs à 5 jours.

#### EXPÉRIENCE N° 7 :

Il a été utilisé des larves ou des adultes de la lignée 1949 élevés sous la lumière permanente jusqu'au début de l'essai qui a commencé le 6 décembre.

Lot A. — Lumière naturelle, 20°.

B. — Larves au 1<sup>e</sup> âge mises une fois 8 h à 5° et 16 h à 24° puis 20°.

C. — Larves au 3<sup>e</sup> âge mises une fois 8 h à 5° et 16 h à 24° puis 20°.

D. — Larves au 3<sup>e</sup> âge mises tous les 3 jours 8 h à 5° et 16 h à 24° et les deux jours suivants à 20°.

E-F. — Larves au 3<sup>e</sup> âge soumises respectivement tous les 6 et 9 jours aux conditions expérimentales précédentes.

G. — Adultes mis 1 fois 8 h à 5° et 16 h à 24° puis à 20°.

Pour les lots D, E, F, les séjours à 5 et 24° ont été poursuivis jusqu'à la mort des adultes.

La figure 1 indique les pourcentages de sexupares ailés (rectangles blancs) et de mâles (rectangles hachurés) obtenus dans les différents lots, les larves étaient séparées de leurs mères tous les jours mais les pourcentages se rapportent aux formes dénombrées tous les 2 jours.

Compte tenu du stade qui a été soumis à des conditions favorables à la production des formes sexuées, on peut remarquer que les températures

alternées appliquées une fois aux larves au 1<sup>er</sup> ou au 3<sup>e</sup> âges, ou à l'imago, n'ont pas d'action sur la production des sexuels. Par contre, une température alternée appliquée tous les 3 jours à partir du 3<sup>e</sup> stade permet d'éviter la production des mâles ou tout au moins de réduire très fortement leur nombre.

### Conclusions

De ces diverses expériences on peut conclure que l'action des températures alternées diffère totalement pour *S. plantaginea* et *C. kulikola*.

En ce qui concerne *S. plantaginea*, elle ne se manifeste que lorsque les

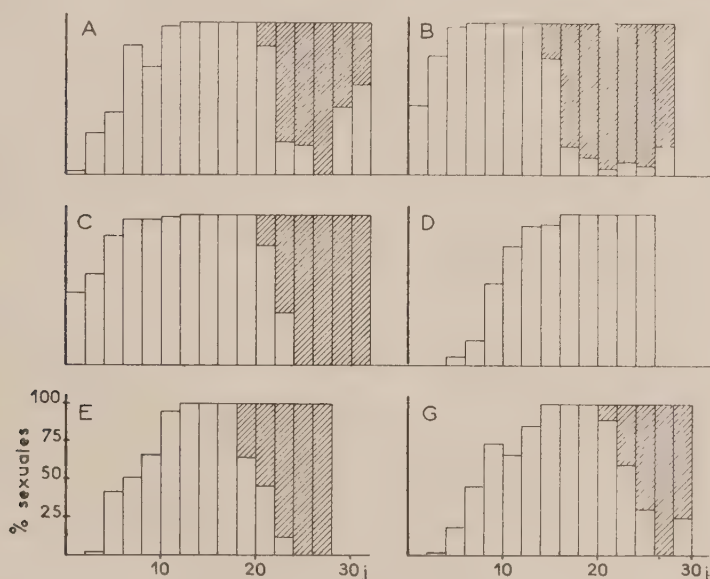


FIG. 1. — Influence de températures alternées appliquées à des larves ou à des aptères adultes sur la production des sexupares ailés (rectangles blancs) et des mâles (rectangles hachurés).

températures maximales et minimales diffèrent d'au moins 10° et elle occasionne une réduction de la proportion des mâles et des sexuels. Cet effet ne peut être observé que dans le cas où la tendance à la production des formes sexuées n'est pas très puissante. Il est insuffisant pour les pucerons produisant exclusivement des sexupares ailés et des mâles ainsi qu'à la fin de la période de reproduction pour les Aphides engendrant des sexupares aptères pendant les premiers jours de ponte.

Dans le cas où les pucerons placés à une photopériode de 10-12 h et à 20° produisent des virginipares aptères en mélange avec des sexupares ailés jusqu'au 10<sup>e</sup> jour de la période de reproduction, des températures alternées de 5-24° appliquées tous les 3 jours permettent d'inhiber la naissance des mâles pendant 25 jours.

Des températures alternées de 0-25, 5-25, 20-25, 15-25° appliquées une fois ou quotidiennement à une lignée de *Brevicoryne brassicae* L. ne produisant plus de formes sexuées n'ont pas permis d'obtenir des sexupares ailés, des mâles ou des femelles sexuées.

## II. — LUMIÈRE

Il est indiqué p. 334 les expériences qui ont permis d'obtenir des formes sexuées en faisant intervenir un éclairage naturel de durée progressivement décroissante.

Des pucerons ont été élevés en septembre et placés sous les conditions suivantes : lumière naturelle d'une durée de 8 h 30, de 10 h, à la lumière normale (13 h au début de l'expérience, 11 h 30 à la fin), lumière naturelle complétée par la lumière artificielle d'une durée totale de 13 h et enfin, lumière permanente (naturelle et artificielle). A la 2<sup>e</sup> génération, il a été obtenu respectivement 56, 100, 84,9, 35,9 et 0 p. 100 de sexués ; cette expérience montre que la durée optimum de la photopériode pour la production des formes sexuées se situe entre 8 et 13 h.

Pendant l'été, un éclairage artificiel ou naturel d'une durée de 14 h est la photopériode maximum permettant la naissance des mâles ; les sexupares ailés n'apparaissent que lorsque la photopériode est voisine de 13 h (BONNEMAISON 1951).

En période hivernale, un éclairage permanent (lumière naturelle complétée par un tube fluorescent donnant 500 lux à la hauteur des cages) n'assure pas une reproduction exclusivement parthénogénétique ainsi que le montre l'expérience suivante réalisée à l'automne 1950 :

Générations	Dates des naissances	Lumière naturelle	Lumière permanente
1 <sup>re</sup> .....	9/ 9-10/10	61 A - 39 SL %	100 A %
2 <sup>e</sup> .....	21/ 9-22/10	14 - 47 - 39 M	100
3 <sup>e</sup> .....	7/10- 3/11	12 - 53 - 35	96 - 2 SL - 2 M
4 <sup>e</sup> .....	20/10-28/11	10 - 50 - 40	96 - 0,5 - 3,5
5 <sup>e</sup> .....	18/11-23/12		84,5 - 11 - 4,5
6 <sup>e</sup> .....	11/12- 4/ 1		96,5 3,5

A la lumière permanente il est apparu une faible proportion de mâles et de sexupares ailés ; dans un essai réalisé en 1949 dans les mêmes conditions expérimentales avec des pucerons de la même lignée, il n'avait pas été obtenu de sexupares ailés en 3 générations mais seulement 3,2 p. 100 de mâles à la 3<sup>e</sup> génération (BONNEMAISON 1951).

Une expérience commencée le 13 janvier 1951 a été faite avec des aptères de la 38<sup>e</sup> génération de la lignée 1949 (élevage à une température constante de 24°). Il a été constitué 5 lots dans les conditions suivantes :



A. — Lumière naturelle (durée 8 h 30 pour le début de la 1<sup>re</sup> génération à 16 h pour la fin de la 6<sup>e</sup> génération).

B. — Lumière naturelle et artificielle d'une durée de 16 h.

C. — Lumière naturelle et artificielle d'une durée de 12 h.

D. — Ce lot a été constitué non pas avec des aptères adultes de la 3<sup>8e</sup> génération comme pour les lots A, B, et C précédents, mais avec des larves au premier âge de la 39<sup>e</sup> génération ; l'éclairage était d'une durée de 12 h.

E. — Lumière naturelle et artificielle d'une durée de 10 h.

Pendant toute la durée de l'expérience, la température moyenne a varié de 18,5° à 21,5°.

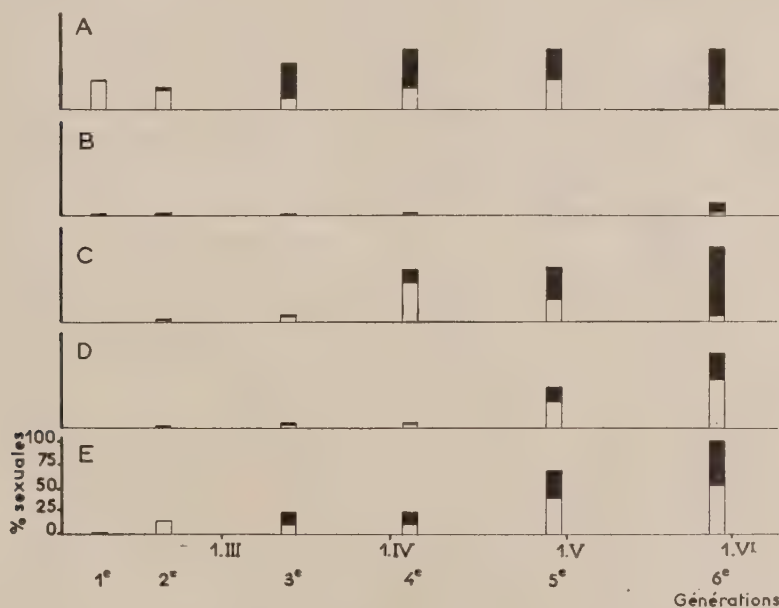


FIG. 2. — Action de la photopériode appliquée à des larves ou à des aptères adultes sur la production des sexupares ailés (rectangles blancs) et des mâles (rectangles noirs).

Le graphique n° 2 indique les pourcentages de sexupares ailés et de mâles obtenus dans les différents lots ; les colonnes sont placées à la date moyenne de longévité.

Les sexupares ailés sont apparus dès la 1<sup>re</sup> génération ; ils sont nés à partir du 10 février, soit 29 jours après le début de l'expérience.

L'essai réalisé avec le lot D montre que les formes sexuées apparaissent à peu près aussi rapidement si l'on soumet à une courte période des larves au 1<sup>er</sup> âge ou leur mère.

Afin de comparer l'action combinée de l'éclairage avec l'alimentation (les feuilles de Plantain étant dans tous les cas récoltées en plein air), une expérience a été commencée le 25 avril et une autre le 4 juillet.

L'expérience qui a débuté le 25 avril a été réalisée avec des aptères provenant de la 5<sup>e</sup> génération du lot B de l'expérience précédente ; le lot I a été placé à la lumière naturelle, les lots F, G et H ont été soumis à un

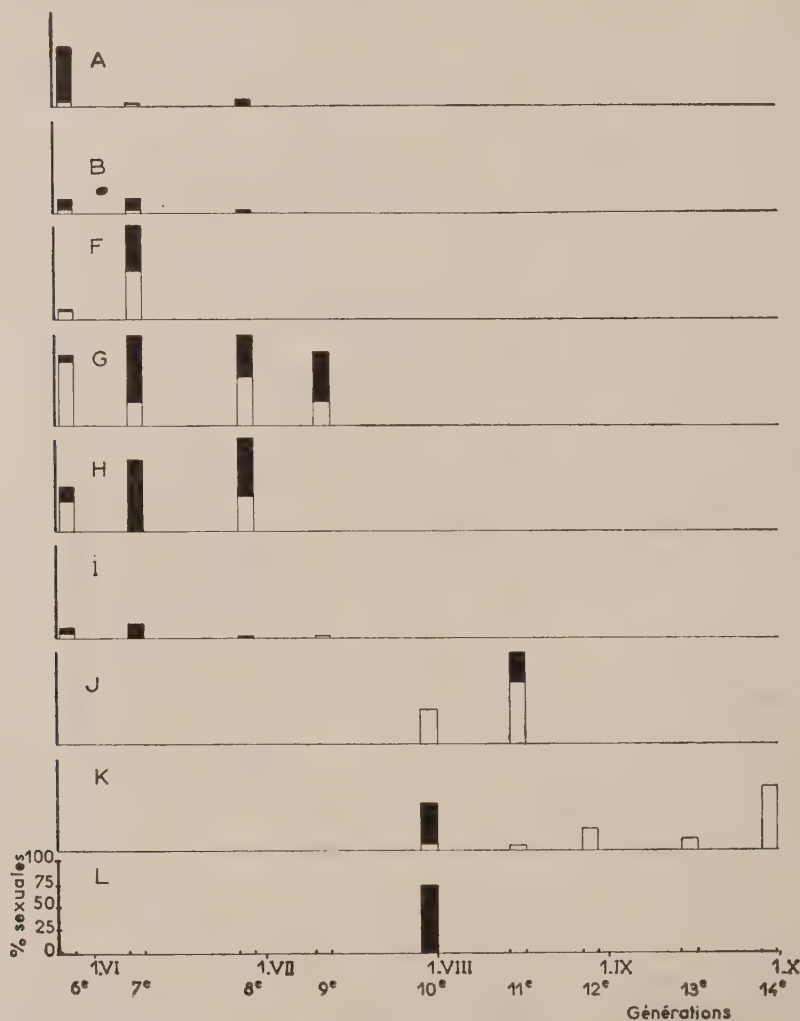


FIG. 3. — Action de la photopériode appliquée à des adultes sur la production des sexupares ailés (rectangles blancs) et des mâles (rectangles noirs).

éclairage naturel réduit à une durée de 12, 10 ou 8 h. Les lots A et B de l'expérience précédente ont été inclus dans cet essai.

Au cours de cette expérience, la température moyenne a été de 17° du 28 mars au 26 juin, de 20°5 du 6 mai au 18 juillet, de 19° du 23 juin au 27 juillet.

L'expérience commencée le 4 juillet a été faite avec des aptères pré-

levés dans la 9<sup>e</sup> génération du lot A qui ont été élevés sous un éclairage naturel d'une durée de 11 h (lot J) et des aptères du lot G qui ont été élevés sous l'éclairage naturel et à une température moyenne de 17°5 (lot K) ou sous un éclairage naturel (lot L) mais à une température plus élevée (temp. moy.  $21,5 \pm 1$ ).

Bien qu'il ait pu être obtenu des aptères jusqu'à la 9<sup>e</sup> génération dans le lot G, l'ensemble des résultats montre que, même en été, une photopériode de 10 à 12 h constitue la durée optimum de lumière ; un éclairage d'une durée de 8 h entraîne également 100 p. 100 de sexués en 3 générations. L'essai L confirme ce qu'il avait été signalé précédemment : une température moyenne égale ou inférieure à 22° permet la naissance des mâles et des sexupares ailés mais une température plus élevée inhibe la production des sexuelles (fig. 3).

Une photopériode de 16 h appliquée à des sexupares ailés entraîne le remplacement de la reproduction sexuée par la reproduction parthénogénétique. 21 sexupares ailés provenant d'élevages de laboratoire ont été mis le 21 avril dans une cage renfermant un rameau de Pommier et une feuille de Plantain. 9 d'entre eux ont survécu jusqu'au 30 avril et ont pondu 5 pucerons aptères le 29 avril.

Une expérience identique a été commencée le 22 mai avec 20 sexupares ailés ; il est né 10 pucerons aptères après le 16 juin. Ces essais montrent qu'une photopériode de 16 h peut entraîner au bout de 8 à 24 jours le remplacement de la reproduction sexuée par la reproduction parthénogénétique.

Il peut être déduit de ces expériences les conclusions suivantes :

1° Une photopériode de 8 à 13 h 30 entraîne la production des formes sexuées, l'optimum se situant en moyenne entre 10 et 12 h.

2° Les sexuelles, et notamment les mâles, apparaissent pendant toute l'année même lorsque la durée de l'éclairage est constamment de 16 h (lot B) ou au cours de la période où la durée du jour est maximum (lot A, 7<sup>e</sup> et 8<sup>e</sup> générations). Ceci montre qu'une fois que la reproduction sexuée est déclenchée, une longue photopériode est incapable d'inhiber la production des sexuelles tant que la température moyenne reste inférieure ou au plus égale à 22°.

### **Influence de la radiation.**

Des virginipares aptères provenant d'un lot élevé depuis plusieurs générations à une température constante de 22° et à la lumière permanente ont été déposées dès la mue imaginale sur des feuilles de Plantain placées dans des tubes en rhodoïd transparent, noir ou coloré, laissant passer les radiations suivantes : bleu : 4 350 à 4 960 Å ; vert : 4 960 à 5 460 Å ; jaune : 5 100 à 6 200 Å ; rouge : 6 000 à 6 200 Å.

L'expérience a été faite à la lumière naturelle et a été poursuivie pen-

dant deux générations : 1<sup>re</sup> génération, du 16 décembre au 21 janvier (photopériode de 8 h 15 à 9 h) et la 2<sup>e</sup> génération du 29 décembre au 30 janvier (photopériode 8 h 20 à 9 h 15).

Les adultes et les larves sont restées normalement sur les feuilles dans les tubes transparents, noirs, verts et rouges alors qu'ils se sont dispersés, se cachant dans les anfractuosités du bouchon obstruant le tube pour la couleur jaune et surtout la couleur bleue.

La composition des deux générations exprimée en pourcentages a été la suivante :

	1 <sup>re</sup> génération		2 <sup>e</sup> génération	
	% SL	% M	% SL	% M
Noir .....	28	1	94	6
Bleu .....	60	0	100	0
Vert .....	71	0	88	12
Jaune.....	64	2	72	28
Rouge .....	61	0	83	17
Transparent.....	0	0	18	0

Une nouvelle expérience a été commencée le 7 février 1957 ; des virginipares aptères provenant d'une lignée élevée à la lumière permanente et à la température de 23° ont été élevés dès la mue imaginale à la température moyenne de 20° dans des tubes de diverses couleurs comme précédemment ; l'expérience a été poursuivie pendant deux générations, à la lumière naturelle ; chaque lot comprenait 10 ou 20 pucerons.

La composition des deux générations, exprimée en pourcentages, a été la suivante :

	1 <sup>re</sup> génération		2 <sup>e</sup> génération	
	SL	M	SL	M
Noir .....	5	0	15	85
Bleu .....	55	3	42	58
Vert .....	57	2	39	61
Jaune.....	46	3	52	48
Rouge .....	53	2	70	30
Transparent.....	62	0	41	59

Avec le filtre bleu, la fécondité a été plus faible de 20 à 30 p. 100 qu'avec les autres filtres, la mortalité des mères a été un peu grande mais c'est surtout celle des larves qui a été importante.

Au point de vue de l'influence des radiations sur la production des formes sexupares ou des mâles on peut conclure que les filtres entraînent souvent une plus forte proportion de sexupares et de mâles que dans le lot témoin ; mais si ce fait est accusé pour la 1<sup>re</sup> expérience, il n'y a aucune différence dans la 2<sup>e</sup> série.

On peut objecter que l'intensité lumineuse n'est pas la même dans les différents lots ; mais des expériences antérieures ayant montré que les Aphides sont très sensibles à de très faibles éclaircissements, il est très vraisemblable que ce facteur n'intervient pas.



### III. — ALIMENTATION

J'ai signalé (1951, p. 305-313) qu'il était possible d'obtenir des formes sexuées de *Brevicoryne brassicae* et de *Myzodes persicae* par l'élevage, sous des conditions de lumière et de température favorables à la production des sexuels, de virginipares aptères sur des feuilles de jeune Chou. Je faisais remarquer que les feuilles du Chou continuant à se développer pendant l'hiver, cette plante se prêtait mal à l'étude de l'action de la nourriture sur la production des formes sexuées.

Presque toutes les expériences relatées dans ce travail ont été réalisées avec des feuilles coupées de Plantain récoltées en plein air, les feuilles de cette plante n'étant tuées que par de fortes gelées ; en faisant intervenir une courte photopériode, il a été possible d'obtenir jusqu'à 100 p. 100 de sexuels entre le mois de mai et le mois d'août. Ces divers essais montrent que la nature de la nourriture ne constitue pas un facteur déterminant de la production des sexuels, même pour une espèce à migration absolue aussi caractérisée que *S. plantaginea*.

L'influence de l'alimentation pouvait être déterminée de deux manières :

1<sup>o</sup> En élevant des virginipares aptères, dont la plante-hôte est le Plantain, sur des feuilles de Pommier.

2<sup>o</sup> En élevant des sexupares ailés, dont la plante-hôte est le Pommier, sur du Plantain.

20 virginipares aptères, dont la mue imaginale a eu lieu le 24 juin, ont été placés du 24 au 27 juin sur du Plantain et ont donné 71 larves ; le 27 juin, ces virginipares ont été élevés sur des feuilles de Pommier ; ils sont tous morts avant le 2 juillet et ont donné 7 larves qui se sont développées sur le Pommier et sont devenues des virginipares aptères.

Dans un autre essai fait parallèlement au précédent, 100 larves produites par des virginipares aptères entre le 27 juin et le 2 juillet ont été transportées sur des feuilles de Pommier le 2 juillet ; il restait 48 larves vivantes le 4 juillet et, le 8 juillet, il y avait 11 ailés et 1 aptère. Le 9 juillet, ces pucerons ont été répartis comme suit :

- 7 ailés sur le Pommier ; ils sont morts sans donner de descendants.
- 4 ailés sur le Plantain ; ils ont engendré 4 larves le 15 juillet dont deux (aptères) ont atteint le stade imaginal.
- 1 aptère sur le Plantain ; il a produit 6 larves dont 2 seulement (aptères) ont terminé leur développement.

Cette expérience semble montrer que l'alimentation fournie par le Pommier entraîne la production de virginipares ailés chez des pucerons destinés normalement à devenir aptères.

L'état physiologique des feuilles du Pommier intervient sur la croissance des femelles sexuées. Des sexupares ailés obtenus expérimentalement au laboratoire le 6 mai 1951 ont été placés sur des feuilles de Pommiers de plein vent ; il a été dénombré le lendemain 120 larves qui se sont développées très lentement ; le 9 juin, ces femelles sexuées n'étaient pas encore parvenues à l'état adulte et elles ne présentaient qu'un ou deux œufs incomplètement formés. La température moyenne des deux dernières décades de mai a été de 13° et celle de la première décade de juin de 14,9, températures insuffisamment élevées pour inhiber le développement des femelles ; ceci montre que les feuilles renfermaient des substances défavorables à la croissance des femelles.

Les résultats fournis par les élevages des sexupares ailés sur le Plantain sont mentionnés au chapitre VII.

#### IV. — EFFET DE GROUPE

Il est très difficile d'élever des virginipares aptères de *S. plantaginea* dans des cellules afin d'étudier l'influence de l'effet de groupe.

Il a été élevé comparativement 2 lots à la lumière naturelle et à une température moyenne de 18-19°. Le premier lot comprenait 3 élevages individuels, et le second 3 groupes de 10 aptères ; les larves étaient séparées de leur mère tous les 2 à 3 jours. Les Aphides provenaient de la lignée 1949.

Les résultats de cet essai sont exprimés en pourcentages de sexupares ailés, de mâles et de sexuelles.

Génération	Dates des naissances	Elevages isolés			Elevages groupés		
		SL	M	SL + M	SL	M	SL + M
1 <sup>re</sup> .....	9/ 8-29/ 8	0	0	0	0	0	0
2 <sup>e</sup> .....	21/ 8-13/ 9	0	0	0	40	6	46
3 <sup>e</sup> .....	6/ 9- 3/10	36	45	81	33	64	97
4 <sup>e</sup> .....	18/ 9-30/ 9	46	31	77	34	62	96
5 <sup>e</sup> .....	6/10- 8/11	32	26	58	58	29	87
6 <sup>e</sup> .....	23/10-20/11	33	23	56	35	59	94
7 <sup>e</sup> .....	15/11- 3/12	23	21	44	31	55	86
8 <sup>e</sup> .....	25/11-12/12	11	6	17	47	17	64
9 <sup>e</sup> .....	12/12- 5/ 1	4	4	8	10	10	20
10 <sup>e</sup> .....	26/12-13/ 1	6	5	11	31	16	47

De cette expérience, ainsi que d'autres non mentionnées, on peut conclure que l'effet de groupe :

1° Accélère la production des formes sexuées.

2° Augmente considérablement la proportion des sexupares ailés et des mâles par rapport aux virginipares ou sexupares aptères.

3° Ne modifie pratiquement pas la proportion des mâles par rapport aux sexupares ailés et aux mâles. Ces proportions ont été respectivement

de 42 p. 100 pour les élevages isolés et de 46 p. 100 pour les élevages groupés dans un essai, de 45 et de 49 p. 100 dans une autre expérience.

## V. — FACTEUR FONDATRICE

Il a été possible d'obtenir, par l'élevage de la descendance de *fundatrigeniae alatae* à une température inférieure à 22° et sous un éclairage d'une durée de 8 h des sexupares ailés à la 4<sup>e</sup> génération (à partir du 2 juillet) après la fondatrice et des mâles à la 5<sup>e</sup> (premières naissances le 12 juillet) après la fondatrice, soit respectivement 69 et 79 jours après la mue imaginale de la fondatrice (1951 p. 327-329). Ces formes sexuées ont pu également être obtenues sans passer par l'intermédiaire des *fundatrigeniae alatae* en élevant les *fundatrigenia apterae* et leur descendance sur des feuilles de Plantain ; dans ce cas cependant, les mâles ne sont apparus qu'à la 8<sup>e</sup> génération (naissances à partir du 3 septembre) et les sexupares ailés seulement à la 10<sup>e</sup> génération (à partir du 7 septembre).

Un autre essai été a fait en 1951 ; 20 *fundatrigeniae apterae* (F. A.) provenant d'une fondatrice sont devenus adultes le 19 mai ; elles ont été élevées au laboratoire à la lumière naturelle réduite à une durée de 8 h 30 et ont donné naissance entre le 22 mai et le 6 juin à 122 aptères et à 32 *fundatrigeniae alatae* (F. L.) qui sont devenues adultes entre le 4 et le 13 juin. 30 de ces *f. alatae* ont été élevées, ainsi que leur descendance, sur des feuilles coupées de Plantain à la lumière naturelle réduite à une durée de 8 h 30. La composition de ces générations a été la suivante :

Générations	Géniteurs	Dates première et dernière naissances	Composition de la descendance
2 <sup>e</sup> .....	20 FA	22/5 - 11/6	122 FA - 32 FL
3 <sup>e</sup> .....	30 FL	13/6 - 25/6	66 A
4 <sup>e</sup> .....	15 A	29/6 - 20/7	133 A - 7 L - 2 SL
5 <sup>e</sup> .....	15 A	16/7 - 6/8	116 A - - 4 SL
6 <sup>e</sup> .....	15 A	1/8 - 27/8	175 A - - 2 SL
7 <sup>e</sup> .....	15 A	23/8 - 11/9	73 A - - 11 SL - 2 M
8 <sup>e</sup> .....	15 A	3/9 - 19/9	- 32 SL - 23 M

Les premiers sexupares ailés sont nés le 9 juillet et les premiers mâles le 11 septembre, soit respectivement 65 et 129 jours après la mue imaginale de la fondatrice.

## VI. — FACTEUR INTERNE

J'ai signalé (1951) que j'avais pu obtenir une lignée de *Myzodes persicae* et une lignée de *B. brassicae* se reproduisant uniquement par voie asexuée en maintenant artificiellement celle-ci pendant l'automne et l'hiver par l'exposition des pucerons à une longue photopériode ou à une

température élevée ; ces lignées à reproduction agame ont pu être obtenues en 3 ans 1/2 à 7 ans 1/2 de reproduction parthénogénétique continue.

J'ai essayé d'obtenir de la même manière une lignée agame de *S. plantaginea* ; *a priori*, il était beaucoup plus difficile de parvenir à ce résultat qu'avec *M. persicae* ou *B. brassicae* car, sous le climat parisien, cette espèce se maintient uniquement sous la forme d'œufs d'hiver et, dans les conditions naturelles, tous les pucerons se trouvant sur les plantains donnent naissance précocement et en totalité à des sexupares ailés et à des mâles.

Le point de départ de la lignée 1949 a été une fondatrice récoltée en plein air à Versailles en avril 1949 dont la descendance a été élevée sur le Pommier ; les *fundatrigeniae alatae* et leurs descendants aptères ont été

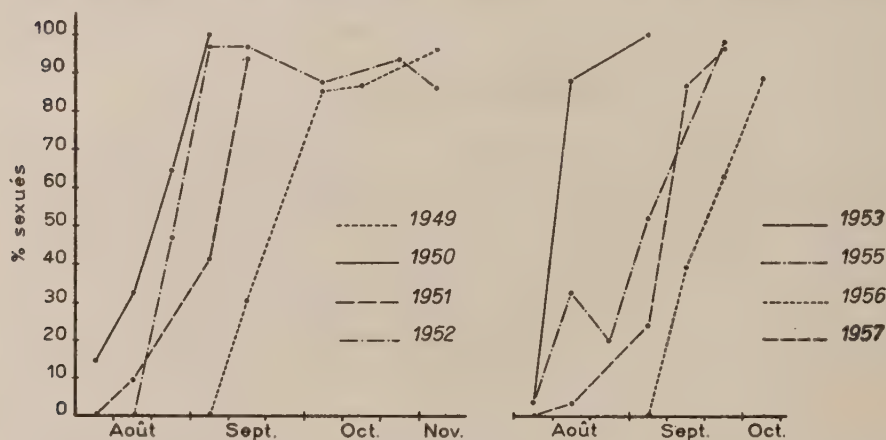


FIG. 4. — Pourcentages de formes sexuées (sexupares ailés et mâles) obtenus avec la lignée 1949 à l'automne des années 1949 à 1957.

ensuite élevés au laboratoire sur des feuilles coupées de Plantain lancéolé. Pendant la période hivernale des années 1949 à 1958, une partie de cette lignée a été élevée à une température constante de 24° afin de maintenir la reproduction parthénogénétique. L'autre partie a été élevée au laboratoire à une température de 17-20° et à la lumière naturelle afin de suivre le déclenchement de la reproduction sexuée en parallèle avec d'autres lignées issues de fondatrices écloses au printemps des années 1952 à 1957.

Le graphique n° 4 indique les pourcentages de formes sexuées obtenues avec cette lignée 1949 à l'automne des années 1949 à 1957 ; par mesure de simplification, les pourcentages sont portés en abscisses à la date du début de chaque génération et groupés par décades.

La tendance à la production des formes sexuées (sexupares ailés et mâles) peut être estimée d'après deux critères : la précocité de la date d'apparition des formes sexuées et la rapidité avec laquelle 95 à 100 p. 100



des formes sexuées sont produites. On voit que c'est en 1949 et en 1956 que les formes sexuées sont apparues le plus tardivement et c'est en 1949 que la production de 95-100 p. 100 de sexués a été observée le plus tard. Même après 8 ans de reproduction parthénogénétique, soit 242 générations, la tendance à la production des formes sexuées ne s'est pas amoindrie, bien que les sexuels soient apparues un peu plus tardivement dans la lignée 1945 que dans les lignées 1955 à 1957.

Il est à noter qu'il y a eu suivant les années et bien que les conditions de milieu aient été sensiblement identiques, des écarts assez importants entre les dates d'apparition des sexués ; les sexués les plus précoces sont nés le 5 août 1950 dans la 26<sup>e</sup> génération et les plus tardifs le 15 septembre 1956 (199<sup>e</sup> génération) ; en 1956, les premiers sexués sont nés le 6 septembre dans la lignée 1956.

## VII. — OBTENTION D'ŒUFS D'HIVER

### SUR LA PLANTE-HÔTE SECONDAIRE

J'ai pu obtenir expérimentalement la ponte de sexupares ailés, le développement des femelles sexuées et la ponte d'œufs d'hiver de *Myzodes persicae* sur le Chou (1951) ; ces expériences n'ont pas soulevé de très grandes difficultés. En plein air, j'ai trouvé en automne quelques sexupares ailés et des femelles sexuées adultes sur des feuilles de Chou.

Au contraire de *M. persicae*, espèce à migration facultative au moins en ce qui concerne les sexupares, *S. plantaginea* est une espèce à migration absolue dont les seules plantes-hôtes secondaires sont *Plantago lanceolata* et plus rarement *P. media* et *P. major*, alors que les plantes-hôtes secondaires de *M. persicae* sont très nombreuses et appartiennent à plusieurs familles. Ces faits permettaient de présumer qu'il serait très difficile d'obtenir le développement et la ponte de femelles sexuées sur le Plantain.

Un grand nombre de sexupares ailés ont été élevés à l'automne sur des feuilles de Plantain à des températures élevées : ils n'ont pas donné de larves.

Cet échec pouvait être attribué à plusieurs causes :

- 1<sup>o</sup> Feuilles de Plantain âgées et coriaces.
- 2<sup>o</sup> Influence d'une courte photopériode.
- 3<sup>o</sup> Incapacité pour les sexupares de pondre sur le Plantain.
- 4<sup>o</sup> Incapacité pour les larves de femelles sexuées aux différents âges de se développer sur le Plantain.

Diverses expériences ont été faites afin de préciser ces différents points.

## EXPÉRIENCE N° 1 :

Des sexupares ailés obtenus en élevage ont été placés à partir du 5 mars dans de petites cages renfermant un rameau de Pommier et une feuille jeune de Plantain. Quelques cages ont été mises à la lumière naturelle et à une température de 18°, d'autres dans une étuve à 24° ; il a été dénombré tous les 2 ou 3 jours le nombre de jeunes larves pondues sur le Plantain.

	Nombre de larves	
	s/Pommier	s/Plantain
Température 18° .....	100	3
Température 24° .....	100	19

Les larves pondues sur le Plantain sont mortes avant le 2<sup>e</sup> stade.

## EXPÉRIENCE N° 2 :

Elle avait pour but de déterminer l'influence de la plante-hôte, de la photopériode et les possibilités de développement des larves femelles sur le Plantain ; les essais, effectués avec 20 à 30 sexupares ailés, ont été ramenés à 100 sexupares ou 100 larves. L'essai comprenait 5 lots, tous élevés à la température constante de 20° ; les sexupares ailés ont été élevés sur :

- A. — Pommier, photopériode 16 h, larves laissées sur Pommier.
- B. — Pommier, photopériode 16 h, larves retirées aussitôt après la 1<sup>re</sup> mue et mises sur Plantain, photopériode 16 h.
- C. — Pommier, photopériode 12 h, larves retirées après la 1<sup>re</sup> mue et mises sur Plantain. Photopériode 12 h.
- D. — Plantain, photopériode 12 h.
- E. — Chou, photopériode 12 h.

TABLEAU III

*Élevage de sexupares ailés ou de larves de femelles sur Pommier ou Plantain.*

Lots	Sexupares ailés					Larves de femelles				
	Plante et photopériode	% mortalité au				Fécondité	Plante et photopériode	% mortalité au		
		2 <sup>e</sup> jour	4 <sup>e</sup> jour	6 <sup>e</sup> jour	8-10 <sup>e</sup> jour			2 <sup>e</sup> jour	4 <sup>e</sup> jour	6 <sup>e</sup> jour
A	Pommier 16 h	25	98	100		145	Pommier 16 h	9	18	28
B	Pommier 16 h	71	96	100		194	Plantain 16 h	30	45	60
C	Pommier 12 h	72	76	94	100	383	Plantain 12 h	48	86	92
D	Plantain 12 h	66	100			0				
E	Chou 12 h	65	100			0				

Un nouvel essai a été fait le 17 octobre dans des conditions un peu différentes ; tous les lots étaient à la température constante de 20° ; les

sexupares ailés ont tous été élevés sur le Pommier sous une photopériode de 12 ou de 16 h : les larves nées sur le Pommier ont été transférées sur le Plantain moins de 12 h après leur naissance (lot B), après la mue (lot C), ou la 2<sup>e</sup> mue (lot D), ou sur le Pommier (lot E) pour la notation comparée de la durée du développement.

TABLEAU IV

*Élevage de sexupares ailés ou de larves femelles  
sur Pommier ou Plantain.*

Lots	Sexupares ailés				Larves de femelles				
	Plante et photopériode	% mortalité au				Plante et photopériode	% mortalité au		
		2 <sup>e</sup> jour	4 <sup>e</sup> jour	6 <sup>e</sup> jour	8-10 <sup>e</sup> jour		2 <sup>e</sup> jour	4 <sup>e</sup> jour	6 <sup>e</sup> jour
A	Pommier 16 h	0	45	85	100	Pommier 16 h	5	12	15
B	Pommier 12 h	0	20	80	100	Plantain l. 1 st.	96	100	85
C	Pommier 12 h					Plantain l. 2 st.	58	82	0
D	Pommier 12 h					Plantain l. 3 st.	32	52	18
						Pommier	2	5	48
								8	92

Les larves aux 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> stades ont pu se développer ; la mortalité a été relativement faible et le développement a été aussi rapide que sur le Pommier mais les femelles adultes ne mesuraient en moyenne que 969  $\mu$  contre 1 114  $\mu$  pour le témoin et n'ont pas pondu.

Nous pouvons déduire de ces expériences les remarques suivantes :

1<sup>o</sup> Les sexupares ailés ne pondent pas sur le Plantain ou le Chou, que les feuilles soient jeunes ou âgées.

2<sup>o</sup> La photopériode n'intervient pas.

3<sup>o</sup> Le transfert en automne des larves femelles à différents stades du Pommier sur le Plantain à maturité montre que la mortalité est rapide et totale pour les larves au 1<sup>er</sup> âge ; les larves aux 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> âges peuvent se développer.

La mortalité des femelles sexuées est beaucoup plus faible sur des feuilles de Plantain en croissance active que sur des feuilles âgées ; des larves femelles au premier âge obtenues par des élevages expérimentaux ont été transportées sur de jeunes feuilles de Plantain le 24 avril ; sur 140 larves, 21 sont devenues adultes le 8 mai et ont donné 23 œufs féconds.

## RÉSUMÉ

Le but du présent travail était de compléter les recherches mentionnées dans un mémoire antérieur (1951) et qui portaient principalement sur une espèce monoecique, *Brevicoryne brassicae* et une espèce heteroecique (*Myzodes persicae*).

Sous le climat parisien, ces deux Aphides ne donnent pas à l'automne 100 p. 100 de formes sexuées ; il subsiste des virginipares aptères et parfois ailés qui persistent pendant tout l'hiver si celui-ci n'est pas trop rigoureux.

*Sappaphis plantaginea* se différencie des espèces précédentes par le fait que tous les pucerons se trouvant sur la plante-hôte secondaire donnent à l'automne 100 p. 100 de formes sexuées ; il s'agit donc d'une espèce à migration absolue où les sexuels apparaissent précocement à l'automne.

Une température constante de 22° inhibe partiellement la production des sexupares ailés et des mâles ; une température constante de 24° inhibe la naissance des sexupares ailés dès le 3<sup>e</sup> jour et celle des mâles à la génération suivante, soit moins de 22 jours après le début de l'expérience. La température de 24° agit relativement plus vite pour *S. plantaginea* que pour *B. brassicae* ou *M. persicae*.

Les températures alternées agissent sur *S. plantaginea* d'une façon toute différente que sur *Callipterus kulikola* MATS. ; leur effet ne se manifeste que lorsque les températures maximales et minimales diffèrent d'au moins 10° et n'est accusé que lorsque l'écart est de près de 20°. Il se traduit par l'arrêt de la production des mâles mais le maintien des pucerons pendant 8 h à 5° et 16 h à 24° n'inhibe que temporairement la naissance des mâles ; il est donc nécessaire de soumettre les sexupares aptères tous les 3 jours aux températures alternées pour inhiber totalement la production des mâles.

Une photopériode de 8 à 13 h 30 déclenche la production des sexupares ailés puis celle des mâles.

Des pucerons ont été élevés dans des cagettes en matière plastique de différentes couleurs ; l'influence de ces filtres sur la production des formes sexuées n'est pas nette ; le bleu augmente fortement la mortalité et réduit la fécondité.

L'âge et l'état physiologique des feuilles de Plantain n'ont pas d'influence sur la production des sexupares et des mâles. Par contre, la croissance des femelles sexuées est très lente sur de jeunes feuilles de Pommier.

L'effet de groupe accélère la production des formes sexuées et augmente la proportion des sexupares ailés et des mâles mais il ne favorise pas l'une de ces formes par rapport à l'autre.

Il existe un « facteur fondatrice » qui s'oppose à la production des formes sexuées dans la descendance des fondatrices ; les premiers sexupares ailés apparaissent au plus tôt à la 4<sup>e</sup> génération et 65 jours après la mue imaginale de la fondatrice ; les mâles naissent à partir de la 5<sup>e</sup> à la 7<sup>e</sup> génération, soit 79 à 129 jours après le début de la ponte de la fondatrice.

Il a pu être obtenu des lignées de *M. persicae* et de *B. brassicae* où



la reproduction sexuée ne se manifeste plus après 3 ans 1/2 à 7 ans 1/2 de reproduction parthénogénétique continue. Pour *S. plantaginea*, la tendance à la production des formes sexuées n'a pratiquement pas varié après 8 ans et 10 mois de reproduction parthénogénétique : une lignée issue d'une fondatrice devenue adulte en avril 1949 a donné 100 p. 100 de formes sexuées en février 1958.

Il n'a pas été possible de faire pondre des sexupares ailés sur le Plantain. Les larves femelles au 1<sup>er</sup> âge ne se développent pas sur le Plantain, à maturité, les larves aux 2<sup>e</sup> ou 3<sup>e</sup> âges parviennent à devenir adultes sur des feuilles mais elles sont de petite taille et ne pondent pas. Les larves femelles au 1<sup>er</sup> âge élevées sur des feuilles de Plantain récoltées en plein air à la fin du mois d'avril deviennent adultes et pondent des œufs féconds.

Les feuilles de Plantain parvenues à maturité renferment donc des substances qui ne permettent pas le développement complet des ovaires des femelles sexuées tout comme les feuilles jeunes du Pommier entravent la croissance de ces mêmes femelles sexuées.

*Reçu pour publication le 24 mars 1958.*

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BONNEMAISON (L.). — Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les *Aphidinae* (*Ann. Inst. Nat. Rech. Agron., série C. Ann. Epiphyties*, 1-380, 1951).
- KENTEN (J.). — The effect of photoperiod and temperature on reproduction in *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) and on the forms produced. *Bul. ent. Res.*, **46**, 599-624, 1955.
- SHIBATA (B.). — Ecological studies of Plant Lice. VI. With Reference to Experimental Production of Males. *Bul. Utsunomiya Agric. College*, 307-318, 1952.
- STROYAN (H. L. G.). — The British Species of *Sappaphis* Matsumura Part. I. Introduction and Subgenus *Sappaphis sensu stricto*. *Ministry of Agriculture, Fisheries and Food*, 59, p., 1957.
-



## LA RECEPTIVITÉ DES PÊCHES AUX ATTAQUES DE *CERATITIS CAPITATA* WIED DANS LA VALLÉE DU RHÔNE

PAR

G. GUENNELON et M. FERON <sup>(1)</sup>

Station de Zoologie agricole,  
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Est, Montfavet (Vaucluse).

---

### PLAN DU MÉMOIRE

#### Introduction.

#### I. — Variétés de pêches utilisées.

#### II. — Méthode expérimentale.

#### III. — Périodes de réceptivité des pêches.

- A) Réceptivité aux pontes sans évolution larvaire.
- B) Réceptivité aux pontes suivies de développement larvaire.
- C) Conclusions.

#### IV. — Durées de développement.

- A) Variation des durées de développement au verger.
- B) Développements comparés au verger, sous abri, et en chambre conditionnée.

#### V. — Résumé et conclusions.

Il est généralement admis que les pêches peuvent être attaquées par *C. capitata* à partir du moment où les fruits « tournent », c'est-à-dire changent de couleur en passant, au moins pour les parties exposées au soleil, du vert à une teinte rosée plus ou moins accentuée. C'est ce critère qui est indiqué aux arboriculteurs pour déterminer le début de la période de lutte contre l'Insecte. D'une façon plus générale, le Service des Avertissements Agricoles conseille d'effectuer des traitements de protection 18 à 20 jours avant la maturité.

Il nous a semblé utile de rechercher à ce sujet des indications plus précises, d'une part pour savoir si les délais de protection conseillés sont

(<sup>1</sup>) Avec la collaboration technique de M<sup>lle</sup> M.-J. TORT, MM. J.-C. LALIÈRE et M. LE LANDAIS.

réellement suffisants, d'autre part pour essayer de mieux connaître le rôle joué par les cultures de pêche dans le maintien et l'augmentation des populations de *C. capitata* au cours de l'été. Les observateurs sont en particulier frappés par le fait que les premières attaques échappent généralement aux investigations, tout au moins à leur début. L'efficacité insuffisante des méthodes de piégeage ne permet généralement de déceler la présence de l'Insecte que lorsque l'on constate en même temps des attaques déjà avancées sur les pêches. Les résultats seront peut-être meilleurs avec le dernier attractif découvert, l'huile de graines d'angélique, notablement plus puissant que les produits jusqu'alors employés (FINNEY 1956) ; mais les indications des piégeages risqueront toujours de rester aléatoires, en raison particulièrement de la faible population initiale de mouches (dont le comportement en début d'été est d'ailleurs inconnu).

### I. — VARIÉTÉS DE PÊCHES UTILISÉES

Une enquête que nous avons menée dans la région d'Avignon nous a permis de dresser la liste des principales variétés de pêches cultivées et de connaître leur époque moyenne de récolte. Dans la liste suivante, nous avons marqué en italique les variétés que nous avons retenues pour la poursuite de nos expériences.

VARIÉTÉS FRANÇAISES :	Moyenne	ÉPOQUE DE RÉCOLTE :
		en 1957 à Montfavit (Vaucluse)
<i>May Flower</i> .....	10-20 juin	10-20 juin
<i>Amsden</i> .....	25 juin-10 juillet	20-30 juin
<i>Adenot</i> .....	25 juin-10 juillet	
<i>Charles Ingouf</i> .....	1-20 juillet	1-17 juillet
<i>Madeleine</i> .....	1-20 juillet	
<i>Entre de l'Isère</i> .....	1-20 juillet	
<i>Beauty</i> .....	1-20 juillet	
<i>Médecin</i> .....	1-20 juillet	
<i>Dugelay</i> .....	5-25 juillet	1-15 juillet
<i>Grosse mignonne</i> .....	5-25 juillet	
<i>Précoce de Hale</i> .....	15-30 juillet	
<i>Carman</i> .....	20-30 juillet	
<i>Benoni</i> .....	20-30 juillet	15-26 juillet
<i>Charles Roux</i> .....	25 juillet-5 août	
<i>Incomparable Guilloux</i> ....	25 juillet-5 août	25 juil.-5 août
<i>Flachat-Aribaut</i> .....	1-10 août	
<i>South Haven</i> .....	1-10 août	1-10 août
<i>Early Elberta</i> .....	5-20 août	5-20 août
<i>J. H. Hale</i> .....	15-30 août	
VARIÉTÉS AMÉRICAINES :		
<i>Dixired</i> .....	10-20 juillet	
<i>Redhaven</i> .....	15-30 juillet	
<i>Halehaven</i> .....	25 juillet-10 août	
<i>Southland</i> .....	10-20 août	

Les expériences ont été poursuivies dans un verger de Montfavit comportant ces diverses variétés <sup>(1)</sup>.

(1) Nous remercions vivement M. Gabriel PASCAL, arboriculteur, qui a mis très aimablement son verger à notre disposition.



## II. — MÉTHODE EXPÉRIMENTALE

Nous avons réalisé des contaminations en mettant des pêches en présence de mouches fécondes, soit au laboratoire en cages d'élevage, soit sur les arbres sous manchon. Les mouches utilisées provenaient d'un élevage permanent sur bananes (FERON et SACANTANIS 1955). Nous ne pouvions en effet nous soumettre aux aléas d'une contamination naturelle, en raison du caractère très sporadique des attaques de la Mouche des fruits.

### 1<sup>o</sup> Contaminations au laboratoire.

Des pêches étaient suspendues dans des cages et laissées 24 heures en présence de mouches fécondes, à la température de 25°C, avec une humidité relative de 80 p. 100, sous éclairage fluorescent.



FIG. 1. — Rameau de pêcher porteur d'un manchon.

Les pêches contaminées étaient ensuite divisées en deux lots : l'un gardé à 25°, l'autre placé dans la nature, sous abri sur un lit de sable. La formation des pupes et les éclosions de mouches étaient notées.

### 2<sup>o</sup> Contaminations sur les arbres.

Des rameaux porteurs de quelques pêches saines étaient isolés dans des manchons de matière plastique et tissu (fig. 1) à l'intérieur desquels

on introduisait 8 individus de *C. capitata*, 3 mâles et 5 femelles fécondes. (Ce petit nombre d'insectes évitait d'avoir un nombre trop élevé de pontes.) Après 24 heures, les manchons étaient retirés avec les insectes. Les fruits étaient alors surveillés régulièrement ; ceux qui tombaient étaient recueillis et placés sous abri.

Pour les fruits restés sur l'arbre, quelques jours avant la date présumée de sortie des larves, un manchon de mousseline était à nouveau placé sur le rameau. Dès les premières sorties de larves, les fruits étaient

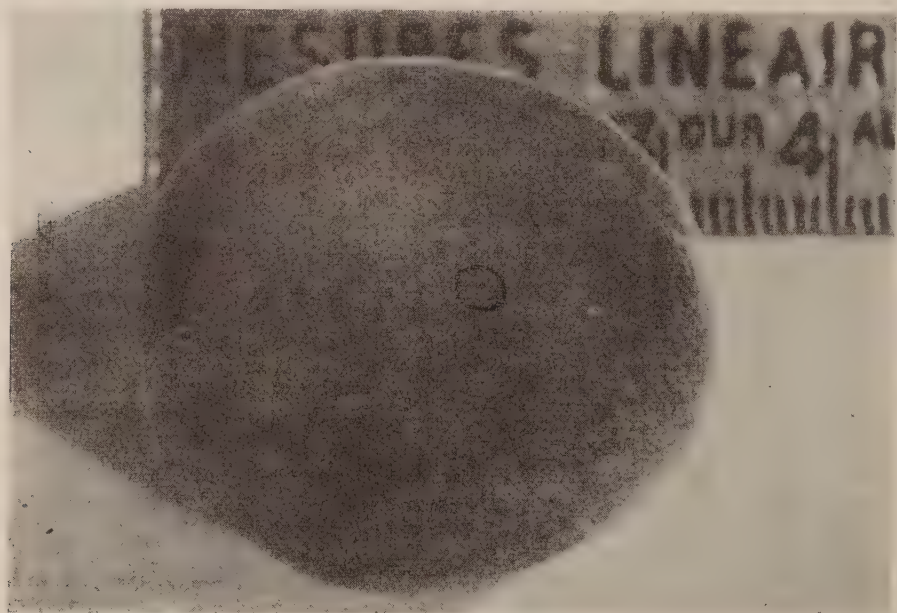


FIG. 2. — Pêche encore très petite avec piqûres de ponte visibles (entourée d'un cercle) sous forme d'un petit point noir.

cueillis et placés sous abri pour noter les formations de pupes et les éclosions.

Il est utile de préciser que les pêches choisies devaient être exemptes de toutes blessures pouvant favoriser la ponte de l'Insecte et favoriser également une pourriture des fruits gênante pour les observations.

### III. — PÉRIODES DE RÉCEPTIVITÉ DES PÊCHES

Nous devons distinguer deux séries de résultats, correspondant à deux périodes successives pour chaque variété de pêches. D'abord une période pendant laquelle les pêches peuvent recevoir des piqûres de ponte et des œufs de *C. capitata* mais sans qu'il y ait possibilité d'éclosion des

œufs ni d'évolution des larves. Ensuite, une période permettant l'évolution des larves jusqu'au dernier âge et à la formation des pupes.

#### A. — Réceptivité aux pontes sans évolution larvaire.

Notons tout d'abord que les piqûres de ponte sont souvent difficiles à déceler, soit sur les pêches très petites, en raison du duvet qui les recouvre, soit sur les pêches colorées et mûres. Elles sont par contre visibles sur les pêches vertes ayant un peu grossi, où elles apparaissent sous

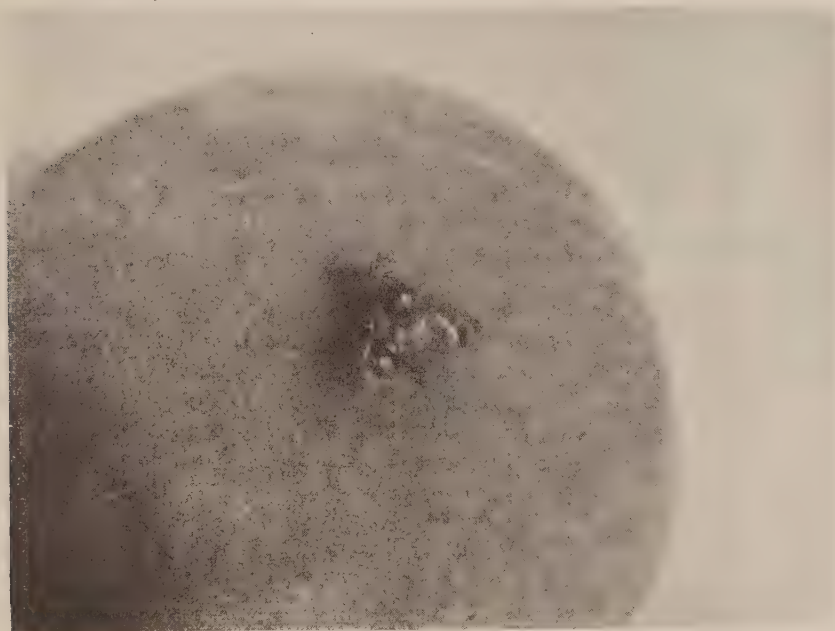


FIG. 3. — Femelle de *Ceratitidis Capitata* ayant cherché à pondre dans un trou de ponte déjà existant sur pêche verte. Une réaction gommeuse du fruit a englué la tarière de la mouche qui ne peut plus se dégager.

forme d'une petite tache noire, généralement au fond d'une légère dépression.

Notons aussi que si ces pontes ne sont pas suivies de développement larvaire, ce peut être parce que la composition du fruit ne permet pas ce développement. Mais le plus souvent on constate une réaction du fruit, qui peut être soit une sécrétion de gomme, laquelle englué l'œuf et parfois le rejette à l'extérieur, soit une formation liégeuse enfermant l'œuf dans une sorte de gaine l'isolant des tissus aqueux et pouvant provoquer son dessèchement.

Les résultats obtenus ont été les suivants :

a) *Contaminations au laboratoire.*

Variétés	Première date de contamination	Nombre de jours avant début récolte
May Flower.....	27 avril <sup>(1)</sup>	44
Amsden .....	4 mai <sup>(1)</sup>	47
Charles Ingouf .....	16 mai <sup>(1)</sup>	46
Dugelay.....	14 mai <sup>(1)</sup>	48
Benoni .....	6 juin <sup>(1)</sup>	39
Guilloux .....	13 juillet <sup>(1)</sup>	12
South Haven .....	23 mai	70
Early Elberta .....	6 juillet <sup>(1)</sup>	30

b) *Contaminations sur les arbres.*

Variétés	Première date de contamination	Nombre de jours avant début récolte
May Flower.....	27 avril <sup>(1)</sup>	44
Amsden .....	6 mai	45
Charles Ingouf .....	13 mai <sup>(1)</sup>	49
Dugelay.....	18 mai	44
Benoni .....	28 mai <sup>(1)</sup>	48
Guilloux .....	5 juin	50
South Haven .....	5 juillet	27
Early Elberta .....	12 juillet	24

**B. — Réceptivité aux pontes suivie de développement larvaire.**

Dans tous ces cas les développements larvaires ont été complets et ont abouti à la formation de pupes et à des éclosions de mouches.

Les résultats obtenus sont les suivants :

a) *Contaminations au laboratoire.*

Variétés	Première date de contamination	Nombre de jours avant début récolte
May Flower.....	7 mai	34
Amsden .....	13 mai	38
Charles Ingouf .....	22 mai	40
Dugelay.....	27 mai	35
Benoni .....	6 juin <sup>(1)</sup>	39
Guilloux .....	13 juillet <sup>(1)</sup>	12
South Haven .....	25 juin	37
Early Elberta .....	6 juillet	30

Il est important de noter que ces fruits laissés ensuite dans la nature ont permis le développement complet de l'Insecte.

b) *Contaminations sur les arbres.*

Variétés	Première date de contamination	Nombre de jours avant début récolte
May Flower.....	14 mai	27
Amsden .....	23 mai	28
Charles Ingouf .....	1 <sup>er</sup> juin	30
Dugelay.....	3 juin	28
Benoni .....	14 juin	31
Guilloux .....	27 juin	28
South Haven .....	5 juillet	27
Early Elberta .....	16 juillet	20

<sup>(1)</sup> Ces dates correspondent au premier essai effectué. Il est possible dans ces cas que les fruits aient été réceptifs plus tôt. Les délais avant récolte indiqués doivent donc être considérés comme des minima.



Les fruits contaminés aux dates les plus précoces étaient encore très petits (2, 5 à 4, 6 cm, dans leur plus grande dimension, suivant les variétés), durs, et de couleur vert et indigo.

### C. — Conclusions.

*La première série de résultats concerne la réceptivité aux pontes sans évolution larvaire possible. Elle nous enseigne que cette réceptivité existe 6 à 8 semaines avant le début de la récolte, alors que les pêches sont encore très loin de présenter les caractéristiques d'un fruit mûr (taille et couleur).*

Nous savons d'ailleurs que les femelles de *C. capitata* peuvent pondre dans des fruits de taille et de couleur très variées (des infestations naturelles ont été signalées sur raisin et sur pamplemousse). Les études de comportement au laboratoire que nous poursuivons confirment ce peu d'exigences apparentes quant à la nature du support, les exigences ne se manifestant nettement que lorsqu'il y a un choix. Ceci veut dire que si des mouches femelles fécondes se trouvent dans la nature exclusivement en présence de fruits encore très loin de la maturité, elles s'efforceront d'y déposer des œufs, sous l'influence de stimuli moins nombreux ou moins puissants que ceux émanant des fruits mûrs, mais cependant suffisants pour déclencher la réaction de ponte. Ce qui importe donc en dernier ressort, c'est la *présence de femelles fécondes*. On constate d'ailleurs le même phénomène pour des insectes analogues pourtant plus inféodés à une seule espèce fruitière. FRICK et ses collaborateurs (1954) signalent pour *Rhagoletis cingulata* LOEW (Dipt. *Trypetidae*) que « les femelles commencent à déposer leurs œufs dans les cerises dès que les œufs sont matures dans les ovaires, sans rapport avec l'état de maturité du fruit ». WIESMAN (1937) fait des observations analogues pour *Rhagoletis cerasi* L. et nous avons eu nous-mêmes l'occasion de constater dans la nature des pontes de cet insecte suivies de développement larvaire, dans des cerises vertes.

*La deuxième série de résultats qui concerne la réceptivité aux pontes suivies de développement larvaire, est d'un intérêt fondamental pour le problème de la protection directe des fruits contre les attaques de C. capitata et pour la connaissance du danger de réinfestation des vergers. Ces résultats indiquent que les pêches peuvent assurer le développement complet des larves 4 à 5 semaines avant le début de la récolte pour les variétés à chair blanche, et 3 à 4 semaines avant le début de la récolte pour les variétés à chair jaune.*

Nous voyons donc que ce n'est pas lorsque la pêche commence à prendre sa couleur de maturité qu'elle devient sensible aux attaques de la Mouche des fruits, mais beaucoup plus tôt. Nous verrons que cette confusion est peut-être née de l'observation simple constatant la présence de larves seulement aux approches de la maturité du fruit ; la lenteur

d'évolution des premières infestations retarde en effet l'apparition des dégâts visibles. Ceci serait particulièrement valable pour les variétés précoces, qui peuvent ainsi être attaquées plus tôt que l'on ne croit. Le problème est peut-être différent lorsque coexistent dans le même secteur des pêches de maturité différente, les plus mûres pouvant être plus attractives pour les femelles fécondes.

Enfin une autre remarque que nous avons pu faire a de l'importance pour le problème qui nous préoccupe. C'est que des pêches détachées de l'arbre permettent une évolution larvaire 8 à 10 jours plus tôt que les fruits restés sur l'arbre ; ceci est probablement lié au fait constaté que le fruit cueilli ne manifeste pas de réactions gommeuses ou autres, contrairement à ce que nous avons signalé plus haut. Les *fruits tombés à terre* sont donc dangereux pour la réinfestation des vergers, même à une époque éloignée de la maturité.

#### IV. — DURÉES DE DÉVELOPPEMENT

Les notations de durées de développement dans les fruits, effectuées pour chaque série d'essais (au verger, en chambre conditionnée et sous abri), nous ont apporté un nombre assez considérable de données dont l'interprétation est délicate à réaliser. Les œufs et les larves se développent en effet dans la pulpe des fruits, c'est-à-dire dans un biotope dont les différentes composantes sont difficiles à bien connaître et à bien déterminer. Les résultats exposés plus loin montreront par exemple que même à température constante, les durées d'évolution larvaire dans un même fruit peuvent être très différentes.

D'autre part dans la nature, un facteur fondamental pour l'évolution larvaire est constitué par la température ambiante. Mais dans le cas d'un fruit, il faudrait connaître la température dans le fruit, et mieux, dans la zone de développement de la larve ; nous espérons poursuivre par la suite des études écologiques aussi détaillées dont l'intérêt ne nous paraît pas négligeable. Encore faudrait-il pour l'étude de l'action du facteur température, pouvoir éliminer comme l'indique RIVNAV (1950) l'influence du facteur nutrition, ce qui est évidemment difficile (sauf en milieu artificiel). Des fruits cueillis peuvent en effet voir leur maturité se poursuivre de façon différente suivant la température à laquelle ils sont gardés. Et pour les fruits restant sur l'arbre, le phénomène est probablement plus complexe (exposition au soleil pour certains, abris du feuillage pour d'autres, accroissement de maturation, modification de richesse en eau, etc.).

Nous allons essayer, à partir des données recueillies, de mettre en valeur quelques phénomènes assez significatifs concernant le problème

qui nous occupe, mais montrant également l'insuffisance de notations écologiques simples pour interpréter ces phénomènes, et *a fortiori* pour pouvoir les prévoir avec assez de certitude.

### A. — Variation des durées de développement au verger.

Nous considérons ici les durées moyennes de développement dans les pêches calculées pour chaque expérience (rapport  $\frac{n_1 d_1 + n_2 d_2 + n_3 d_3}{n_1 + n_2 + n_3}$  avec  $n$  = nombre de larves et  $d$  = durée développement de ces larves). Nous y ajoutons la durée moyenne de développement des pupes issues des mêmes fruits, de façon à mettre en évidence les sorties de mouches correspondant aux contaminations d'une date déterminée.

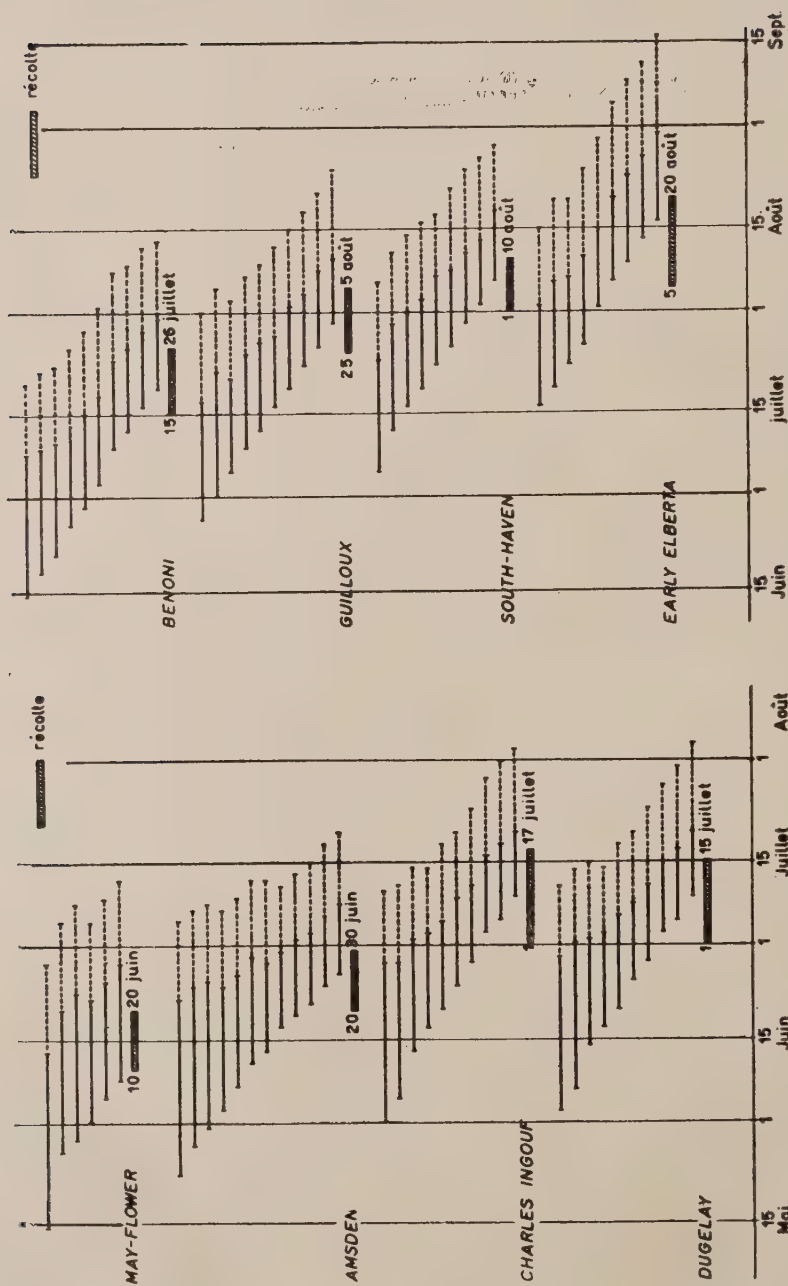
Le tableau I nous indique les dates extrêmes de contamination avec les intervalles correspondants, et les dates extrêmes d'éclosions de mouches avec les intervalles correspondants (les contaminations étaient généralement effectuées à 3 ou 4 jours d'intervalle). Pour une même variété, le rapport de l'intervalle des contaminations extrêmes à l'intervalle des éclosions extrêmes donne une valeur que nous appellerons le *coefficient d'accélération* : ce coefficient donne une idée de la diminution de la durée de développement au fur et à mesure que le fruit approche de sa maturité.

TABLEAU I

*Variation de la durée du développement en verger,  
de la contamination à l'éclosion des mouches.*

Variétés	Dates extrêmes de contamination	Intervalle c	Dates extrêmes de l'éclosion	Intervalle e	Coefficient d'accélération c/e
May Flower .....	14/5- 8/6	25 jours	28/6-12/7	14 jours	1,78
Amsden .....	23/5-26/6	34 —	5/7-20/7	15 —	2,26
Ch. Ingouf .....	1/6- 9/7	38 —	10/7- 3/8	24 —	1,58
Dugelay .....	3/6- 9/7	36 —	11/7- 4/8	24 —	1,50
Benoni .....	14/6-19/7	35 —	20/7-13/8	24 —	1,45
Guilloux .....	27/6-30/7	34 —	1/8-25/8	24 —	1,41
South Haven .....	5/7- 6/8	32 —	6/8- 3/9	26 —	1,14
Early Elberta .....	16/7-16/8	31 —	15/8-16/9	32 —	0,96

Le graphique 1 représente les durées moyennes de développement larvaire et pupal pour les variétés étudiées, en verger, et pour l'année 1957. Il est intéressant, par exemple, de comparer les données relatives aux variétés Amsden et South Haven, l'une précoce et l'autre semi-tardive, présentant des coefficients assez différents. On remarquera aussi sur ce graphique que pour la variété Amsden, les premières éclosions de mouches se produisent alors que la récolte des fruits se termine : il n'y a pas de possibilité d'auto réinfestation du verger. Ceci est vérifié pour les variétés très précoces seulement. Les autres variétés montrent une possibilité d'au-



GRAPHIQUE I. — Durées moyennes de développement larvaire (en traits pleins) et pupal (en pointillés) pour différentes variétés de pêches, suivant la date de contamination.



to-réinfestation, assez réduite il est vrai si l'on tient compte de la période nécessaire pour la maturation des mouches écloses (3 à 5 jours en été) ; c'est un facteur à ne pas négliger cependant, particulièrement dans les régions contenant de nombreux vergers familiaux où l'on laisse les fruits venir à pleine maturité avant de les cueillir (mais la succession des variétés réceptives joue un rôle beaucoup plus important).

L'examen du tableau I montre de façon très nette la diminution du coefficient d'accélération au fur et à mesure que l'on a affaire à des variétés plus tardives. La variété May Flower semble constituer une exception à cette règle ; ceci doit être dû au fait que pour cette variété les expériences n'ont pas été poursuivies après le début de la récolte et que les observations ont donc été limitées à une période nettement plus froide que la période des expériences suivantes.

Le coefficient d'accélération se rapproche de l'unité pour les variétés tardives, ce qui signifie que la durée de développement de l'œuf à l'éclosion de la mouche reste sensiblement la même à partir d'un mois avant la récolte. L'examen du graphique 1 montre cependant que dans le cas de la variété South Haven par exemple il y a un raccourcissement de la durée d'évolution larvaire, compensé par un allongement de la durée d'évolution pupale. Ceci correspondant à une diminution des moyennes de température de l'air ambiant, semble indiquer que la durée d'évolution larvaire est plus directement influencée par l'accroissement de maturité du fruit, c'est-à-dire de sa richesse nutritive alors que les pupes sont très directement soumises à l'influence de la température ambiante. Dans le cas de la variété Early Elberta, pour laquelle il n'y a guère d'accélération du développement larvaire on aboutit finalement à une augmentation de la durée totale de développement (coefficient inférieur à l'unité).

#### **B. — Développements comparés au verger, sous abri, et en chambre conditionnée.**

Chaque série de contaminations portait sur 12 pêches placées sous manchon au verger. Les pêches étaient choisies sur un rameau placé dans une situation évitant un ensoleillement intense et continu. Des pêches étaient aussi périodiquement infestées en cage d'élevage et gardées soit en chambre conditionnée soit sous abri. Des abondantes notations recueillies, nous examinerons seulement quelques exemples caractéristiques.

Considérons par exemple les chiffres du tableau II, concernant la variété Amsden. Si nous examinons les durées de développement en *chambre conditionnée*, nous constatons deux faits :

1° Pour des fruits infestés à la même date, il y a une variation assez grande dans les durées d'évolution larvaire. Cette variation ne dépend pas

de l'état de maturité du fruit (comme le confirment les données obtenues pour d'autres variétés). Il s'agit là d'une part d'une variation individuelle que nous avons déjà eu l'occasion de constater dans nos élevages sur fruits ou sur milieu artificiel, d'autre part d'une variation parfois due à une surpopulation, conséquence d'une contamination trop forte en cage d'élevage.

TABLEAU II

*Variété Amsden. Durées de développement dans le fruit au verger et en chambre conditionnée.*

Dates de contamination au verger	Durée de développement dans le fruit (œuf + larve)				
	Minimum	Température moyenne correspondante	Moyenne	Température moyenne correspondante	Maximum
23 mai.....	30 jours	17°2	30 jours	17°2	32 jours
28 mai.....	23 —	17°3	27 —	17°5	39 —
31 mai.....	24 —	17°8	26 —	18°	32 —
3 juin.....	19 —	17°6	21 —	17°9	24 —
7 juin.....	17 —	17°8	19 —	18°1	22 —
11 juin.....	16 —	18°3	18 —	18°6	21 —
13 juin.....	11 —	18°4	15 —	18°8	19 —
17 juin.....	10 —	19°4	13 —	19°9	17 —
19 juin.....	11 —	20°2	13 —	20°9	17 —
21 juin.....	10 —	21°2	12 —	21°4	16 —
24 juin.....	10 —	22°1	12 —	22°3	15 —
26 juin.....	10 —	22°6	12 —	22°8	17 —
En chambre conditionnée					
13 mai.....	19 —	25°	26 —	25°	29 —
18 mai.....	24 —	25°	28 —	25°	31 —
24 mai.....	15 —	25°	18 —	25°	27 —
28 mai.....	11 —	25°	15 —	25°	17 —
8 juin.....	10 —	25°	13 —	25°	18 —
18 juin.....	10 —	25°	12 —	25°	13 —

Il est important par ailleurs de noter que les variations de durées d'évolution larvaire ne se modifient pas de façon significative au fur et à mesure que le fruit approche de la maturité (des exemples pris sur d'autres variétés le montreraient encore plus nettement).

2° A partir d'une certaine époque, le 28 mai pour la variété Amsden, il n'y a pratiquement plus de diminution de la durée du développement minimum des larves. Ceci signifie que le fruit offre alors aux larves un milieu nutritif permettant le développement en 10 à 11 jours à 25° ; nous sommes conduits à penser que, à partir de cette époque, la valeur nutritive du fruit pour les larves ne s'améliore pas. La conséquence en serait que les différences de rapidité d'évolution constatées au verger devraient alors, à partir de la même époque, être attribuées à d'autres causes, et particulièrement à l'influence du facteur température. C'est peut-être simplifier excessivement le problème? Nous utiliserons cependant cette

simplification pour établir des comparaisons, en souhaitant que des études plus poussées nous permettent par la suite d'en connaître la valeur exacte.

L'examen du tableau II nous indique par exemple que les durées minima d'évolution sont les mêmes pour des fruits laissés sur l'arbre à partir du 13 juin et pour des fruits gardés en chambre conditionnée à la même époque. Or les moyennes de températures sont de 18°4 à 22°6 sous abri météorologique (à proximité immédiate du verger), et en chambre conditionnée la température est de 25° en permanence.

Le tableau III montre pour la variété Benoni les similitudes ou différences de rapidité d'évolution pour des contaminations effectuées le 16 juillet. Nous y voyons que pour des développements de durée égale au verger et sous abri, on relève des températures moyennes sensiblement différentes.

TABLEAU III

*Variété Benoni, contaminations du 16 juillet.*

	Durée de développement dans le fruit					
	Minimum	Température	Moyenne	Température	Maximum	Température
Verger .....	11 jours	20°8	13 jours	20°7	17 jours	20°8
Chambre conditionnée ....	9 jours	25°	10 jours	25°	12 jours	25°
Abri .....	11 jours	23°1	13 jours	23°1	14 jours	23°2

Le tableau IV, pour les contaminations du 23 juillet sur la variété Early Elberta, nous conduit à des constatations identiques, mais plus poussées encore. Nous constatons en effet que pour les périodes considérées, la température moyenne sous abri est de 25°, et que les durées d'évolution sont alors les mêmes qu'en chambre conditionnée (les températures sous abri oscillent entre 16° minimum et 33° maximum). Mais ce sont encore les mêmes durées d'évolution que l'on constate au verger, pour des températures ambiantes de 21°6 à 22°.

TABLEAU IV

*Variété Early Elberta. Contaminations du 23 juillet.*

	Durée de développement dans le fruit					
	Minimum	Température	Moyenne	Température	Maximum	Température
Verger .....	13 jours	21°6	15 jours	21°9	17 jours	22°
Chambre conditionnée ....	12 jours	25°	15 jours	25°	16 jours	25°
Abri .....	13 jours	25°	15 jours	25°	15 jours	25°

Le tableau V montre les durées d'évolution minima dans des pêches de variété Guilloux, pour des dates successives de contamination. Il

semble dans ce cas qu'entre le 13 et le 25 juillet il n'y a pas eu amélioration de la qualité nutritive des fruits (la récolte commençait le 25 juillet).

TABLEAU V  
*Variété Guilloux.*

Dates de contamination	Durée minimum de développement					
	Chambre conditionnée	Température	Abri	Température	Verger	Température
13/7 .....	10 jours	25°	11 jours	22°6	12 jours	20°8
16/7 .....	10 —	25°	11 —	23°1	11 —	20°8
20/7 .....	10 —	25°	11 —	23°6	11 —	20°8
25/7 .....	9 —	25°	11 —	24°6	10 —	21°2

Une conclusion générale s'impose donc tout de suite à l'examen de ces résultats. C'est que les moyennes de températures enregistrées sous abri météorologique ne peuvent pas être prises directement en considération pour en déduire la rapidité d'évolution de *C. capitata* dans la nature.

Les écologistes seront alors tentés de parler de sommes de température. Mais l'examen des courbes de thermomètres enregistreurs montre aussitôt que les moyennes journalières sont bien représentatives et que la recherche des sommes de température n'apporte pas d'explication plus satisfaisante.

En réalité, l'élément qui fait défaut, c'est la connaissance exacte de ce qui se passe au niveau du fruit, et dans le fruit lui-même. Nous avons signalé que les pêches servant aux expériences étaient choisies plutôt abritées dans le feuillage. Mais le feuillage des pêcheurs est très léger, et il est probable que le rayonnement infra-rouge atteint les fruits, à l'intérieur desquels la température doit être sensiblement plus élevée que dans l'air ambiant. Notre intention est de compléter ce travail par des séries de mesures de températures à l'intérieur des fruits au cours de la campagne 1958.

Enfin il faut aussi tenir compte des différences de milieu que peuvent présenter une pêche cueillie et une pêche restée sur l'arbre. Le fruit cueilli a tendance à s'abîmer plus vite, et notamment à devenir le siège de développements cryptogamiques ou bactériens. Or nous savons que le développement de certaines moisissures ou fermentations peut apporter des éléments nutritifs agissant pour accélérer de façon sensible le développement des larves.

Nous voyons que le problème écologique que nous avons abordé s'avère plus complexe qu'on ne l'admet généralement. Trop d'auteurs se sont appliqués à chercher le « nombre de générations » de *C. capitata* pour une région déterminée, soit par l'observation directe, soit par des calculs théoriques basés sur des données écologiques exagérément simpli-



fiées. Cette notion n'a guère de signification dans nos régions où, comme le montre la liste des variétés de pêches placées en tête de cette étude, l'échelonnement des maturités permet une pullulation constante de l'Insecte. Tout au plus pouvons-nous noter que en fin juin, juillet et août, les durées minima de développement sont de 9 à 10 jours dans les vergers. Le développement des pupes à la même époque se fait environ en 11 jours et la maturation des adultes en 3 à 5 jours. Ceci nous donne pour le cycle complet de développement de *C. capitata* sur pêches, 22 à 26 jours au minimum, et 30 à 35 jours au maximum, pendant cette période de juin-juillet-août. D'une façon plus générale encore, nous dirons que pour un été à allure normale comme celui de 1957, la durée d'une génération complète de *C. capitata* sur pêches pendant l'été est en moyenne d'environ 1 mois. Mais nous éviterons de dire qu'il y a une génération par mois, et nous remarquerons au contraire que le chevauchement des générations est le phénomène qui doit permettre d'expliquer la pullulation parfois considérable de l'Insecte en fin d'été. Mais il faudrait aussi connaître le rôle joué par les foyers initiaux (que l'Insecte soit endémique ou non) ; il est probable que leur importance et leur répartition jouent un rôle fondamental pour la pullulation estivale de *C. capitata*.

#### IV. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous nous sommes attachés à préciser d'une part le délai avant maturité pendant lequel un certain nombre de variétés de pêches peuvent être attaquées par *C. capitata* ; et d'autre part les durées de développement de l'Insecte à l'intérieur du fruit (œuf + larve) et sous forme de pupes. Les expériences ont été poursuivies au moyen d'infestations forcées, soit au verger, soit sur des pêches cueillies et gardées en conditions constantes de température (25°) ou sous abri extérieur.

Les 8 variétés de pêches utilisées ont été choisies pour avoir un échelonnement des plus précoces (May Flower) aux plus tardives (Early Elberta) cultivées dans la région d'Avignon.

Les résultats peuvent être résumés de la façon suivante :

a) La réceptivité des pêches aux pontes de *C. capitata* est possible 6 à 8 semaines avant le début de la récolte. Mais les premières pontes n'évoluent pas, surtout par suite d'une réaction du fruit (gommose ou sclérification). Le facteur fondamental pour des attaques précoces est la présence de femelles fécondes, qui cherchent à pondre dans les fruits quel que soit leur état de maturité (sauf probablement lorsqu'il y a un choix possible entre des fruits de maturités différentes).

b) Les pêches peuvent assurer le développement complet des larves 4 à 5 semaines avant le début de la récolte pour les variétés à chair blanche

et 3 à 4 semaines avant le début de la récolte pour les variétés à chair jaune (variétés tardives).

Les pêches ayant reçu des pontes puis détachées de l'arbre permettent de façon plus précoce un développement larvaire, en raison de l'absence de réaction du fruit. Les fruits tombés à terre sont donc dangereux pour la réinfestation des vergers, même à une époque éloignée de la maturité.

c) La rapidité de développement à l'intérieur du fruit (œuf et larve) s'accroît au fur et à mesure que l'on approche de la maturité. Ce phénomène est dû à l'amélioration de la qualité nutritive du fruit pour les larves, et à l'élévation des températures extérieures ; mais le premier de ces facteurs joue le rôle le plus important.

d) Les données climatiques relevées sous abri météorologique ne permettent pas de déduire la rapidité de développement de *C. capitata* dans les pêches, qui est accélérée par divers facteurs dont probablement une température plus élevée à l'intérieur du fruit.

e) La durée d'une génération complète de *C. capitata* sur pêches en été dans la basse vallée du Rhône est en moyenne d'environ un mois. Mais cela ne signifie pas qu'il y a une génération par mois, et il y a en réalité pullulation constante sur les variétés venant successivement à maturité.

*Reçu pour publication le 24 mars 1958.*

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- FRICK (K. E.), SIMKOVER (H. G.) et TELFORD (H. S.). — Bionomics of the Cherry Fruit Flies in Eastern Washington. *Wash. Agr. Exp. St. Tech. Bul.*, **13**, 66 p., 1954.
- WIESMAN (R.). — Die Orientierung der Kirschfliege, *Rhagoletis cerasi* L. bei der Eiablage. *Landw. Jb. Schweiz*, **51**, (10), 1080-1109, 1937.
- RIVNAY (E.). — The Mediterranean Fruit Fly in Israel. *Bull. Ent. Res.*, **41** (2), 321-341, 1950.
- FÉRON (M.) et SACANTANIS (K.). — L'élevage permanent de *Ceratitis capitata* WIED au laboratoire. *Ann. Epiph.*, 1955 (2), 201-214, 1955.
-

**INFLUENCE DE L'ENFOUISSEMENT  
DES TIGES DE MAÏS SUR L'HIVERNATION  
ET LA SURVIE DES CHENILLES ENDOPHYTES**  
(*Pyrausta nubilalis* HUBN. et *Sesamia nonagrioides* LEF.)

PAR

**P. ANGLADE**

Station de Zoologie agricole, Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest,  
Pont de La Maye (Gironde) <sup>(1)</sup>

---

**PLAN DU MÉMOIRE**

- I. — Introduction.**
- II. — Travaux antérieurs.**
- III. — Hivernation des deux espèces dans le Sud-Ouest de la France.**
  - a)* Localisation à l'intérieur des tiges.
  - b)* Mortalité hivernale des chenilles en plein champ.
- IV. — Essais d'enfouissement contrôlés sous cages.**
  - a)* Méthodes utilisées.
  - b)* Résultats expérimentaux.
  - c)* Remarques sur le comportement des chenilles enfouies.
- V. — Essais de plein champ.**
  - a)* Essai sur un champ isolé.
  - b)* Essai sur le territoire de plusieurs communes.
- VI. — Résumé et conclusions.**

**I. — INTRODUCTION**

Contre la Pyrale du Maïs (*Pyrausta nubilalis* HUBN), les auteurs américains préconisent, depuis longtemps déjà, la destruction des chenilles hivernantes et recommandent en particulier, dans ce but, un labour

<sup>(1)</sup> Avec la collaboration technique de J. BERJON.

d'enfouissement des tiges, souches, et fragments de maïs demeurant sur le champ après la récolte des épis. Il était intéressant de savoir ce que cette pratique pouvait donner en France, où existent plusieurs espèces de chenilles endophytes du Maïs. Dans le cas de résultats favorables, il s'agissait de l'adapter aux conditions de nos régions suivant une technique éprouvée et avant toute action de vulgarisation.

## II. — TRAVAUX ANTÉRIEURS

Aux États-Unis, dans le Corn Belt où la Pyrale ne présente qu'une seule génération annuelle et fort peu de plantes-hôtes en dehors du Maïs, l'hivernation de l'immense majorité des chenilles a lieu à l'intérieur des tiges laissées sur le champ après la récolte. De nombreux auteurs ont cherché à définir des méthodes de destruction efficace de ces chenilles hivernantes.

Par des essais sous cage et en plein champ, conduits de 1920 à 1928, BARTLEY et SCOTT (1931) (1), mettent en évidence d'importantes mortalités obtenues par la réalisation en automne d'enfouissements profonds de tiges. Ils notent l'existence de migrations de chenilles enfouies vers la surface du sol. Celles-ci cherchent refuge dans les débris de maïs demeurés en surface et peuvent par la suite donner des papillons normaux. Interrompus par la diapause hivernale, ces mouvements reprennent au printemps. Ni la profondeur d'enfouissement, ni le type de sol, n'ont de sensible influence sur ces migrations.

Les enfouissements tardifs d'*automne*, empêchant les migrations à cette époque, conduiraient à un taux de mortalité plus élevé que ceux de printemps, par suite d'un plus long séjour dans le sol.

Tenant compte de ces phénomènes, les auteurs recommandent un labour tardif d'automne soigneusement exécuté, suivi du ramassage et de la destruction des débris restés ou ressortis en surface et susceptibles de servir d'abris aux chenilles issues des tiges enfouies. L'application de ces procédés sur d'assez grandes surfaces, permet d'obtenir une très satisfaisante réduction du nombre des chenilles hivernantes.

Passant en revue les diverses méthodes de destruction des abris des chenilles hivernantes, CAFFREY (1935) (3) envisage successivement l'utilisation des tiges pour la nourriture du bétail, leur destruction par le feu, enfin les labours profonds. Il note que dates et profondeurs d'enfouissement sont des facteurs peu importants, mais insiste par contre sur l'absolue nécessité d'une parfaite conduite de ces opérations. Les chenilles migrant jusqu'à la surface et ne rencontrant aucun abri sont alors exposées à l'action des facteurs climatiques défavorables ainsi qu'à leurs ennemis naturels (oiseaux, insectes prédateurs, etc.).

A la suite de dix années d'observations dans l'Illinois, BIGGER et



PETTY (1953) (2) constatent que, par l'action conjuguée de divers facteurs (passage du corn-picker, conditions climatiques, prédateurs), les populations automnales sont réduites en fin d'hiver jusqu'à 33 p. 100 de leur niveau initial. D'autre part, ils estiment qu'un labour de printemps bien réalisé, c'est-à-dire ne laissant en surface que moins de 3 mètres de fragments de tiges par 25 m<sup>2</sup>, donne une réduction de 98 p. 100 du nombre de chenilles ayant hiverné. Leurs observations leur permettent de dresser des tables de prédiction des populations printanières à partir de populations automnales selon les divers travaux du sol ou les pratiques culturales utilisées.

En définitive, ils conseillent les diverses mesures suivantes : serrer les rouleaux du corn-picker pour écraser les tiges, faire pacager en hiver par le bétail et labourer soigneusement au printemps.

En Italie, GRANDORI et ROTA (1954) (7) préconisent un labour profond enfouissant les tiges ayant servi de litière au bétail et estiment obtenir par ce procédé d'importantes réductions des populations.

En France, on a surtout recommandé la destruction par le feu des chaumes de maïs (FEYTAUD, 1932) (5). Un arrêt préfectoral rendait d'ailleurs cette opération obligatoire dans plusieurs communes des Landes (1923). A la condition d'arracher les souches et de les incinérer également (GENIEYS, 1923) (6), cette mesure est certes radicale mais est difficilement recommandable du point de vue agronomique.

En s'appuyant sur les travaux américains, on conseillait donc la pratique des enfouissements contre la Pyrale (CHABOUSSOU, 1950) (4). Toutefois, on n'avait jusqu'ici que peu d'informations concernant leur efficacité vis-à-vis de la Sésamie. NEPVEU (1953) (8) indiquait seulement qu'« un excès d'humidité obtenu par l'enfouissement des tiges dans un labour d'automne ou de printemps provoque une mortalité totale, dans un délai qui dépend de la température du sol, ou le départ des chenilles ».

### III. — HIVERNATION DES DEUX ESPÈCES (Pyrale et Sésamie) DANS LE SUD-OUEST DE LA FRANCE

Nous avons pu constater dans le Sud-Ouest de la France la présence de la Pyrale sur d'autres hôtes que le Maïs (sur Pomme de terre (BERJON), et Chrysanthème (CHABOUSSOU), par exemple. De même, nous rencontrons parfois les chenilles de Sésamie sur certaines mauvaises herbes (Sétaires) des champs de maïs. Toutefois, on peut considérer que l'immense majorité des papillons printaniers sont issus, soit des tiges et souches de Maïs laissées dans les champs, ou à proximité, après la récolte, soit des rafles gardées à la ferme.

a) Localisation à l'intérieur des tiges.

Nous avons d'abord cherché à établir les positions respectives dans la tige des chenilles hivernantes des deux espèces. C'est ainsi que de 1951 à 1953, nous avons effectué pour diverses recherches, la dissection à l'automne de près de 3 000 pieds de Maïs provenant de 67 champs répartis dans tout le Sud-Ouest de la France. Les résultats sont consignés sous

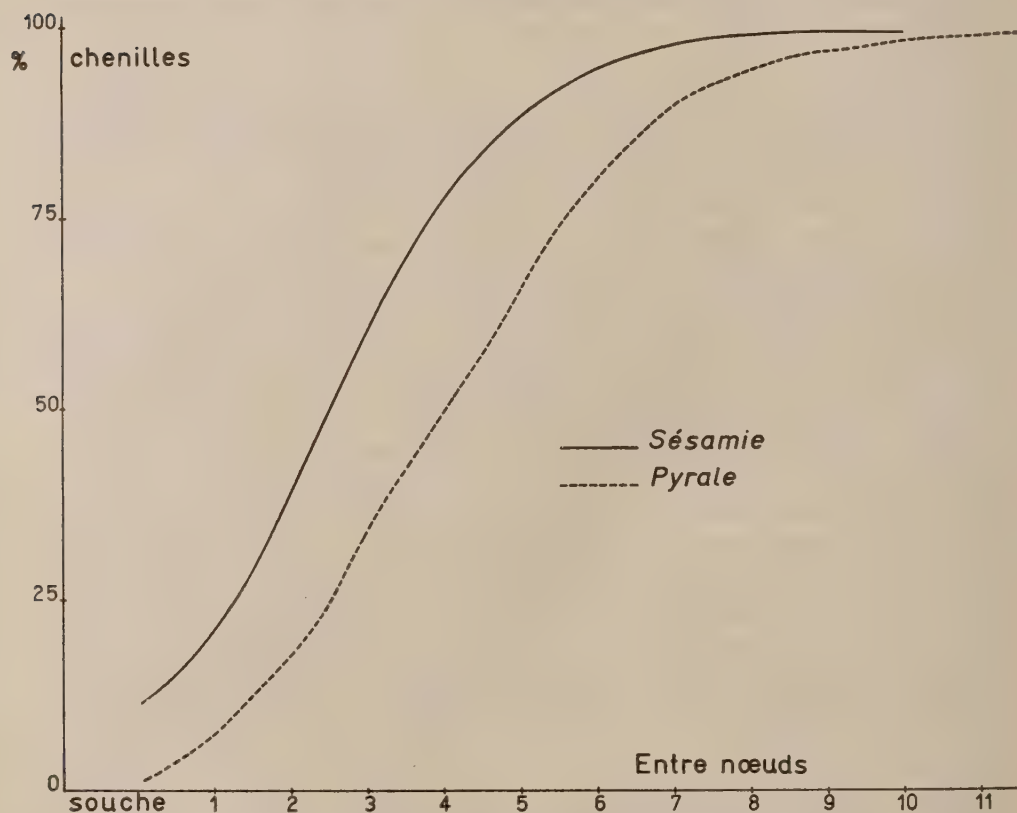


FIG. 1. — Fréquences cumulées (exprimées en pourcentages) des deux espèces de chenilles endophytes hivernant aux différents niveaux des pieds de Maïs.

forme d'un diagramme cumulatif des pourcentages des chenilles des deux espèces observées aux différents entre-nœuds (fig. 1). Or, les courbes varient peu d'une année à l'autre et sont seulement très légèrement décalées si on s'adresse à des populations avec prédominance de l'une ou l'autre espèce. C'est ce qui nous autorise à représenter seulement une courbe moyenne.

L'examen de la figure 1 fait ressortir les points suivants :

— Les chenilles de *Sésamie* se rencontrent en général (90 p. 100) dans la partie de la tige située au-dessous de l'épi femelle (sixième entre-nœud

en moyenne). Celles de *Pyrale* se situent fréquemment dans les entre-nœuds supérieurs (35 p. 100).

— De plus, les chenilles de *Sésamie* ont tendance à se cantonner dans la souche (au-dessous des racines adventives) et dans la partie inférieure de la tige (premiers et deuxième entre-nœuds) (40 p. 100). Or, c'est



FIG. 2. — Chenille de *Sésamie* en position d'hivernation dans la souche, cliché Sta. Zool. Agr. S. O. (op. P. RAMADIER).

cette partie de la plante qui demeure sur le champ lorsque les tiges sont coupées à la main, et surtout s'il a été procédé à un buttage.

Enfin, nous avons pu mettre en évidence à l'automne, une migration partielle des chenilles de *Sésamie* vers le bas de la tige. Ce mouvement conduit un grand nombre d'entre elles à se maintenir pendant l'hiver dans la souche au-dessous de la surface du sol, après la coupe des tiges (fig. 2). C'est seulement dans le cas où ces abris communiquent avec la surface du sol que peut se produire, au printemps suivant, l'émergence des adultes.

### b) Mortalité hivernale des chenilles en plein champ.

La sensibilité au froid de la Sésamie du Maïs (*S. nonagrioides*) a été déjà notée. Selon GENIEYS (1932) et SCHIRBER (1924), la température critique se situerait aux environs de  $-7^{\circ}\text{C}$ . Nous nous bornerons ici à citer un exemple confirmant ces indications. En 1953-1954, après cinq périodes de deux à trois jours de gel, avec un minimum absolu de  $-6^{\circ}\text{C}$ , au cours de l'intervalle octobre-fin janvier on constatait les mortalités suivantes : Sésamie : 10 p. 100, Pyrale : 0,9 p. 100. En février, après neuf jours de gel consécutifs (minimum variant entre  $-3^{\circ}$  et  $-11^{\circ}\text{C}$ ) la mortalité s'élevait à 93 p. 100 pour la Sésamie, alors qu'elle n'était que de 3,8 p. 100 pour la Pyrale.

On constate d'autre part, de manière régulière, l'apparition en hiver d'épizooties très graves atteignant la Sésamie. Elles sont dues soit à un Hyphomycète, soit surtout à une bactérie du groupe des Streptocoques (déterm. VAGO). Leurs actions concourent aussi à une réduction extrêmement importante du nombre des chenilles hivernantes.

Par suite de l'existence de ces deux facteurs de réduction pouvant d'ailleurs avoir des liens entre eux, les émergences de papillons printaniers de Sésamie même en provenance de tiges laissées sur place ou de fragments non enfouis, sont faibles. Les attaques des chenilles de la première génération affectent rarement plus de 15 p. 100 des pieds.

Des mortalités hivernales élevées sont d'ailleurs constatées au cours des stockages de tiges réalisés chaque année, depuis 1950, pour les besoins concernant d'autres secteurs de recherches.

## IV. — ESSAIS D'ENFOUISSEMENT CONTRÔLÉS SOUS CAGES

### A. — Méthodes utilisées.

Plusieurs techniques ont été utilisées dans les essais d'enfouissements contrôlés effectués en automne 1950, 1951 et 1952, d'une part à Mesterrieux (Gironde) dans une terre argilo-siliceuse, et d'autre part à Berganton (Gironde) dans du sable des Landes.

#### a) Enfouissement de chenilles en place dans des tiges infestées.

Les pieds infestés utilisés proviennent d'un champ voisin du lieu de l'expérience et sont répartis en trois lots au fur et à mesure de l'arrachage. Le premier est destiné à l'enfouissement, le second à la cage témoin, le troisième à la dissection. On opère ainsi sur une quantité de chenilles estimée par examen d'un certain nombre de tiges. La distribution des nombres de chenilles renfermées dans chaque pied est rendue voisine



d'une distribution normale par transformation en  $\sqrt{x}$ . On a fait suivre dans ce texte, les valeurs moyennes obtenues des limites fiduciaires au seuil 10 p. 100 de probabilité.

Le sol destiné à l'enfouissement est préalablement retourné à la bêche jusqu'à une profondeur de 40 cm, quelque temps avant l'opération. On creuse ensuite une excavation de 50 cm de profondeur et, le jour même, les tiges ou fragments de tiges y sont placés en plusieurs couches alternées avec des apports de terre. L'ensemble est recouvert d'une cage grillagée cubique de deux mètres de côté, empêchant toute évvasion de chenilles ou de papillons (fig. 3).

Une cage témoin renferme des pieds infestés replantés debout et



Fig. 3. Cages d'enfouissement à Mesterieux (automne 1950), cliché, P. ANGLADE.

légèrement buttés, dans des conditions analogues à celles de pieds restant en place dans le champ.

**b) Enfouissement de chenilles artificiellement introduites  
dans des fragments de tiges saines.**

Des tiges saines sont découpées en tronçons et des chenilles prélevées dans d'autres pieds, sont introduites dans une cavité préparée artificiellement dans ces fragments. Préalablement, on les conserve en cage individuelle pendant 2 jours pour que la pénétration et l'établissement des chenilles puissent être considérés comme définitifs. On procède ensuite à l'enfouissement dans deux modèles de petites cages, entièrement grillagées, enfoncées elles-mêmes dans le sol.

Si ce procédé présente évidemment l'avantage d'opérer avec un

nombre connu de chenilles, il a aussi l'inconvénient d'entraîner la manipulation et l'installation de force de larves dans un abri artificiel, dont la densité de population est légèrement supérieure à la normale.

### c) Enfouissement des chenilles seules.

Enfin, pour étudier le comportement de chenilles enfouies par labour après destruction de leur abri, on a déposé quelques individus dans de petites cages grillagées remplies de terre ne contenant aucun fragment de maïs.

Dans tous les cas, des morceaux de tiges de Maïs et de fort carton ondulé sont périodiquement renouvelés en surface, en nombre suffisant pour servir d'abri éventuel aux chenilles amenées à quitter leurs abris de départ.

## B. — Résultats expérimentaux.

1. — Dans un premier essai, à Mesterrieux (automne 1950) deux lots de 100 tiges chacun furent enfouis successivement les 10 et 20 octobre, à une profondeur de 15 à 20 cm, après découpage préalable en fragments de 50 cm. Au cours de l'hiver, la température du sol ne fut jamais inférieure à + 1° C, la température sous abri s'abaissant jusqu'à — 3° C avec 28 jours de gel.

Les résultats ont été appréciés par le nombre de papillons récoltés les 11 et 18 juin, ainsi que par comptage des dépouilles nymphales recueillies après dissection des fragments de tiges (tableau I).

TABLEAU I

*Influence de l'enfouissement des tiges  
sur l'émergence des papillons printaniers.*

	Adultes recueillis		Dépouilles nymphales retrouvées	
	Pyrale	Sésamie	Pyrale	Sésamie
Enf. 10 octobre.....	0	3	2	4
Enf. 20 octobre.....	1	0	0	0
Témoin.....	17	71	91	120

2. — En 1951, nous avons repris ces essais à Mesterrieux, mais en opérant sur un nombre de chenilles estimé au départ par dissection d'échantillons, et en surveillant les migrations selon le procédé indiqué plus haut. Les dissections préalables indiquaient 0,10 (0,02-0,06) Pyrale et 1,4(0,79-2,18) Sésamies par pied attaqué.

Après un hiver plus rigoureux que le précédent (46 jours de gel et minimum absolu de — 5,6°C), on retrouva dans les 70 pieds témoins 24 chrysalides de Sésamie et 14 de Pyrale, soit une mortalité naturelle

d'environ 75 (56-86) p. 100 chez la Sésamie et pratiquement nulle pour la Pyrale. Dans les 170 pieds enfouis, on n'obtint que 4 dépouilles nymphales de Sésamie, mais les papillons qui en étaient issus ne purent atteindre la surface.

Le tableau II indique les migrations observées à partir des 170 pieds enfouis, dont la population était estimée à 238 (135-371) Sésamies et 17 (3-44) Pyrales. On voit que pour la Sésamie le total des migrations peut être évalué à 9 p. 100 (6-16 p. 100). Il est beaucoup plus élevé chez la Pyrale où il affecte probablement la presque totalité des chenilles (98-100 p. 100 au seuil  $P = 0,1$ ).

TABLEAU II

*Migrations vers la surface des chenilles issues de tiges enfouies.*

Chenilles retrouvées en surface	du 30 oct. au 6 nov.	du 6 nov. au 22 nov.	du 22 nov. au 20 déc.	Total migration automnale	du 20 déc. au 1 <sup>er</sup> mars	du 1 <sup>er</sup> mars au 10 mai	Total migration printanière	Total migration
Sésamies.....	2	9	1	12	2	7	9	21
Pyrales.....	11	27	3	41	—	2	2	43

3. — L'essai de Berganton à l'automne 1952 avait pour but de préciser l'éventuelle influence de la taille des fragments enfouis. Le 17 octobre, nous avons enfoui 80 pieds infestés, coupés en tronçons de 10 ou de 50 cm. Chaque pied renfermait 4,27 (3,63-4,95) Sésamies, et 0,72 (0,42-1,10) Pyrales. Le tableau III montre les migrations observées.

TABLEAU III

*Migrations de chenilles issues de fragments de différentes tailles.*

Lots	Chenilles retrouvées en surface			Pourcentage estimé de migration	
	le 27 oct.	le 8 nov.	Total	Sésamie	Pyrales
Frag. 10 cm.....	16 S 0P	28 S 32 P	44 S 32 P	26 (22 - 30)%	100 (73-100)%
Frag. 50 cm.....	12 S 0P	8 S 4 P	20 S 4 P	12 (10 - 14)%	14 (9-24)%

4. — Selon la deuxième méthode décrite plus haut, on a pratiqué à Mesterriex en 1951 un enfouissement à deux profondeurs : 5-12 cm (1) et 18-25 cm (2) et à deux dates : 27 octobre (A) et 22 novembre (B). Les migrations sont résumées dans le tableau IV. Le taux observé coïncide d'ailleurs avec ceux estimés dans les essais du premier type.

5. — Extraites le jour même de pieds laissés debout, des chenilles (163 Sésamies et 58 Pyrales) ont été enfouies à différentes dates, sans aucun abri, à Berganton (1952). Le taux de migration de la Sésamie diminue d'autant plus que l'enfouissement est tardif (fig. 4). D'autre part, le taux

de migration de la Pyrale, d'abord supérieur à celui de la Sésamie, diminue brusquement après le 27 octobre, soit à une époque qui doit vraisemblablement correspondre au déclenchement de la diapause.

TABLEAU IV

*Migrations vers la surface de chenilles issues de fragments enfouis.*

Lot	Chenilles enfouies	Chenilles retrouvées en surface						Pourcentage de migration		
		6 nov.	22 nov.	20 déc.	1 <sup>er</sup> mars	10 mai	10/7	Automn.	Printan.	Total
A 1....	Sesamies 14	0	0	0	0	2	0	0	8,0	8
A 2....	Sésamies 28	0	3	0	0	0	1	10,7	3,6	14
A 1....	Pyrales 20	6	6	0	0	0	0	60	0	60
A 2....	Pyrales 20	4	0	0	4	0	0	20	20	40
B 1....	Pyrales 28	—	—	0	18	9	0	—	96	96

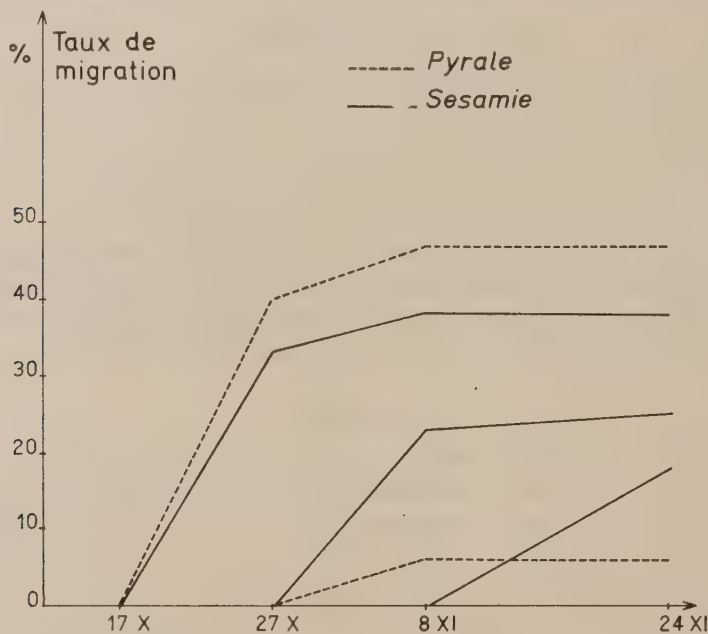


FIG. 4. — Migrations vers la surface du sol de chenilles enfouies sans abri.  
(Berganton, automne 1952).

(Ces observations à Berganton ne purent malheureusement être poursuivies au printemps, les cages ayant été inondées pendant de longs jours).

### C. — Remarques sur le comportement des chenilles enfouies.

1. **Migrations des chenilles enfouies vers la surface du sol.** — Le caractère le plus frappant est la différence constatée entre les proportions de chenilles migrantes chez les deux espèces. Toujours faibles pour la Sésamie,



les migrations affectent la presque totalité des Pyrales, pour les enfouissements peu profonds dans des fragments courts.

2. **Facteurs agissant sur la rapidité et le taux des migrations.** — Sans action nette sur la Sésamie, une plus grande profondeur d'enfouissement diminue le taux final de migration chez la Pyrale.

L'importance de la migration est en raison inverse de la taille des fragments enfouis. Ceci est vrai chez les deux espèces, mais surtout net chez la Pyrale qui migre peu hors des fragments de 50 cm.

La date d'enfouissement semble avoir peu d'influence en ce qui concerne la Sésamie. Par contre, la précocité de l'enfouissement déclenche chez la Pyrale des migrations totales. Au contraire, un enfouissement tardif d'automne repousse au printemps les migrations, sans doute bloquées par le processus de la diapause.

La nature du sol intervient également : le sol sableux freine la rapidité des migrations.

3. **Mortalité finale après enfouissement.** — Chez la Sésamie, malgré les importantes mortalités naturelles dans les pieds et fragments laissés en surface, l'enfouissement entraîne toujours une augmentation de la mortalité.

En état de diapause, les chenilles de Pyrale supportent facilement le séjour hivernal dans les fragments de tiges enfouies. Les mortalités constatées paraissent donc liées à la pénurie d'abris pour les chenilles remontrées en surface en automne après un enfouissement précoce, ou au printemps après le séjour dans le sol.

## V. — ESSAIS DE PLEIN CHAMP

### A. — Essai sur un champ isolé.

Voulant étudier en plein champ l'éventuelle influence d'un enfouissement bien réalisé des souches de Maïs renfermant des chenilles de Sésamie, nous avons choisi pour cette opération un « quartier » isolé des Landes girondines. Cette zone cultivée ne présentait qu'un seul champ de Maïs, distant d'au moins 4 kilomètres de toute autre culture (quartier de Berganton-Saint-Jean-d'Illac (Gironde)).

La population de chenilles endophytes fut estimée à l'automne dès la récolte. On procéda à l'examen par dissection des pieds atteints provenant de 9 échantillons de 25 pieds, régulièrement répartis sur l'ensemble du champ.

En automne 1951, le pourcentage d'attaque était de  $57 (\pm 12)$  p. 100, avec 0,31 (0,23-0,40) Sésamie, et 0,057 (0,034-0,085) Pyrale par pied.

D'une superficie légèrement supérieure à 1 hectare, le champ qui comprenait 50 000 pieds environ, renfermait donc approximativement

15 600 (11 700-19 900) Sésamies, et 2 800 (1 710-4 260) Pyrales. La partie des tiges restant dans le sol après la coupe renfermant 48 p. 100 des Sésamies et 30 p. 100 des Pyrales, il demeura donc sur le champ, après évacuation ou incinération des parties aériennes qu'on ne put enfouir faute de tracteur : 7 500 (5 600-9 550) Sésamies et 840 (513-1 280) Pyrales dans les souches qui furent enfouies par un labour de fin d'hiver.

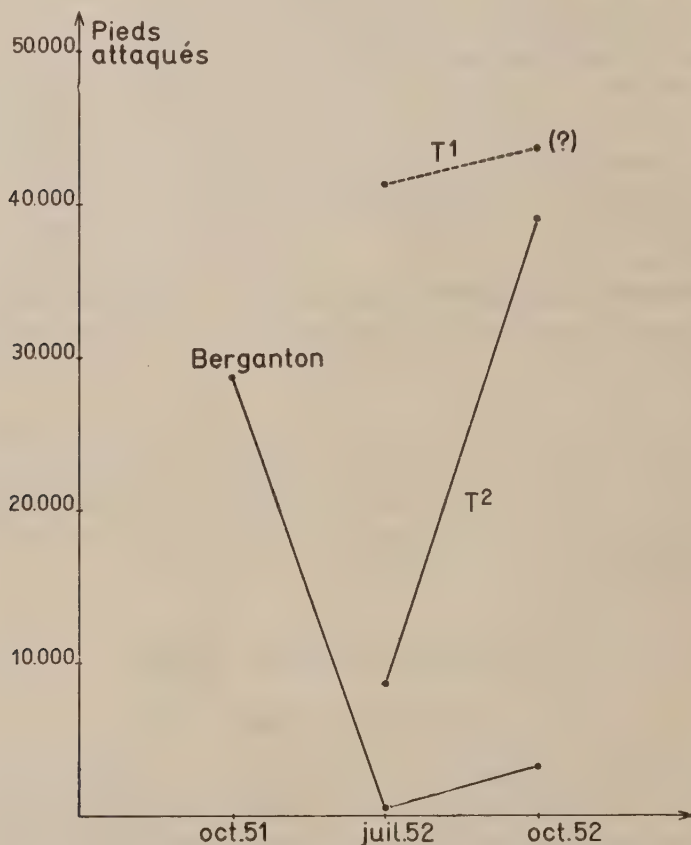


FIG. 5. — Variations du nombre de pieds attaqués (sur la base de 50 000 pieds par champs de même superficie) après une expérience d'enfouissement ou non.

L'année suivante, en juillet 1952, nous observons sur 16 échantillons de 25 pieds : 0,97 (0,22-2,26) p. 100 d'attaques dues aux chenilles de première génération, soit 446 pieds infestés (101-2 400) (fig. 5) seulement.

Ensemencé à la même date, en même variété locale et situé à 4 kilomètres à vol d'oiseau, un champ témoin (T1) montra sur 4 comptages de 50 pieds, des pourcentages de pieds attaqués variant de 70 à 96 p. 100, avec 1,46 (1,15-1,81) Sésamie et 0,77 (0,51-1,09) Pyrale par pied.

A Berganton, les chenilles de la deuxième génération furent trouvées

uniquement sur 12 rangs semés 25 jours plus tard ( $90,5 (\pm 2)$  p. 100 d'attaque, soit 7,2 p. 100 pour l'ensemble du champ.)

Un deuxième champ témoin (T2) distant de 15 kilomètres et situé lui aussi en pleine lande, donna à l'automne 78 ( $\pm 6$ ) p. 100 de pieds attaqués avec 0,316 (0,16-0,52) Sésamie par pied et pratiquement pas de Pyrale.

Notons d'ailleurs que par le développement à Berganton de la deuxième génération sur un hybride double de meilleure venue et semé plus tardivement que le Maïs local, la population automnale n'était que peu inférieure à celle du champ T2 (Berganton 11 840 Sésamies, T2 : 15 800 Sésamies), et redevenue également comparable à celle de 1951.



FIG. 6. — Tiges de Maïs abandonnées à proximité de champs cultivés : source importante de réinfestation (Sabres, Landes, mai 1952) cl. P. ANGLADE.

### B. — Essai sur le territoire de plusieurs communes.

Nous avons demandé à tous les agriculteurs de quatre communes de l'Entre-Deux-Mers de bien vouloir appliquer diverses mesures de lutte culturale de leur choix, labour d'enfouissement d'automne ou de printemps, destruction par le feu des débris non enfouis, etc. et de proscrire l'utilisation des chaumes pour la litière du bétail ou tous autres usages. On avait préalablement repéré les emplacements des diverses parcelles cultivées en maïs et les enfouissements ont été vérifiés.

Il n'est pas nécessaire de donner ici le détail de nos observations car, malheureusement, tous les maïsiculteurs n'eurent pas la discipline de se

plier complètement à nos instructions et l'essai ne put porter tous ses fruits. Néanmoins, nous avons pu faire les quelques constatations suivantes : dans la partie centrale de la zone d'essai, le pourcentage d'attaque en première génération (juillet 1952) était en moyenne inférieur à 10 p. 100.

Par contre, deux champs situés à proximité de tiges laissées intactes, en place, montraient à la même époque 30 et 45 p. 100 d'attaque. En mai, certains examens firent ressortir la survie de nombreuses Sésamies dans les chaumes debout, ainsi que dans des tiges simplement mises en tas, mélangées ou non de fumier (fig. 6).

## VI. — RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous avons établi les positions respectives d'hivernation des chenilles des deux espèces (Pyrale et Sésamie) à l'intérieur des tiges de maïs : celles de Sésamie se rencontrent principalement dans la partie inférieure et dans les souches.

La sensibilité particulière au froid de *S. nonagrioides* LÆF. a été confirmée. On a en effet constaté régulièrement pour cette espèce d'importantes mortalités naturelles liées aux facteurs climatiques de l'hiver.

De nettes différences entre les deux espèces ont été mises en évidence dans le comportement des individus enfouis. On ne constate d'importantes migrations vers la surface du sol que chez la Pyrale. Bien réalisés, les enfouissements déterminent une forte mortalité chez les deux espèces : par action directe chez la Sésamie et en provoquant des migrations néfastes pour la Pyrale.

Enfin, l'ensemble des essais réalisés, permet de recommander certaines pratiques culturales de lutte :

— le broyage et le déchiquetage des tiges détruisent une grosse part des abris d'hivernation et facilitent l'enfouissement. Dans le cas de la Pyrale, on a intérêt à procéder à un enfouissement précoce favorisant les migrations, mais à la condition — d'une extrême importance — qu'il soit parfaitement exécuté et ne laisse en surface aucun abri pour les chenilles migrantes ;

— l'utilisation de matériel moderne (corn-picker, appareil spécialement destiné au broyage des tiges, cover-crop) et le soin apporté à l'enfouissement, s'ils étaient tous deux généralisés, ne conduiraient peut-être pas à une totale éradication car l'hivernation peut se faire dans d'autres abris (épis par exemple), mais réduiraient, de façon notable, les attaques de première génération des deux espèces de chenilles endophytes du Maïs dans le Sud-Ouest de la France.

*Reçu pour publication le 27 mars 1958.*



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (1) BARTLEY (H. N.) et SCOTT (L. B.). — Plowing as a control measure for the European Corn Borer in Western New York. *U. S. Dep. Agr. circ.*, n° 165, Washington 1931.
  - (2) BIGGER (J. H.) et PETTY (H. B.). — Reduction of corn borers numbers from october to june. *Univ. Ill. Agr. Exp. Sta. Bull.* n° 566, Urbana, 1953.
  - (3) CAFFREY (D. J.). — The European corn borer : its present status and methods of control. *Farmers' bull.*, n° 1548. Washington, 1935.
  - (4) CHABOUSSOU (F.). — Les parasites animaux du Maïs. Rapp. Prés. II<sup>e</sup> Congrès Intern. du Maïs. Pau. *Le Maïs*, UNCAC, 159-181, Paris, 1950.
  - (5) FEYTAUD (J.). — Les insectes du Maïs. Rapp. Prés. I<sup>e</sup> Congrès du Maïs. Pau, 1932.
  - (6) GENIEYS (P.). — Les vers des tiges de Maïs. *Rev. Zool. Agr. et Appl.*, 218-233, 1923.
  - (7) GRANDORI (R.) et ROTA (P.). — Esperimenti di lotta contro la piralide del maïs nel 1953. *Boll. Zool. Agr. Bachic* 20, 1, 61-81, 1954. In *R. A. E.* 44, pt. 2, 42-43, 1956.
  - (8) NEPVEU (P.). — Observations sur la morphologie et la biologie des Sésamies du Maïs et du Sorgho en France (*Sesamia nonagrioides* LÉF et *S. cretica* LÉD). *Ann. INRA série Epiphyties*, 445-457, 1953.
  - (9) SCHIRBER (E.). — Sur *S. nonagrioides*, *P. nubilalis*, et leurs chenilles. *Proc. Verb. Soc. Linn.*, 106-107, Bordeaux, 1924.
-



## ÉTUDE DE L'ACTION SYSTÉMIQUE DE DIVERSES SUBSTANCES, LA PLUPART ANTIBIOTIQUES

PAR

**H. DARPOUX, E. HALMOS et R. LEBLANC**

Station centrale de Pathologie végétale, Versailles.

### I. — INTRODUCTION.

Des substances capables d'être absorbées par les plantes et véhiculées dans les différents organes, peuvent présenter un grand intérêt en Pathologie Végétale pour lutter contre certaines maladies des plantes. Elles pourraient peut-être, rendre le milieu interne impropre à l'installation du parasite, ou éliminer celui-ci au cours de la phase d'infection. Il serait alors possible de combattre avec efficacité les microorganismes qui s'attaquent aux racines ou vivent dans les vaisseaux, provoquant ainsi le flétrissement de la plante (*Fusarium*, *Verticillium*, Bactéries), ou un dépérissement (*Ceratostomella Ulmi*, etc.).

Les organes aériens des plantes pourraient ainsi être protégés ou guéris avec plus d'efficacité. Des traitements préventifs immuniseraient la plante pendant des temps plus ou moins prolongés. Des traitements curatifs, appliqués après la contamination, dans la phase d'incubation, élimineraient le parasite à un moment critique qu'il serait possible de déterminer avec une grande précision.

Nous avons entrepris une série d'études pour mettre en évidence les actions systémiques ou endothérapiques <sup>(1)</sup> et préciser les possibilités d'application sur les plantes de diverses substances fongicides ou bactéricides.

Le présent travail porte sur les possibilités d'absorption par les racines et le transport dans les organes aériens de substances antibiotiques ou organiques de synthèse.

(1) Nous adoptons le terme *endothérapique* pour définir une substance capable d'agir sur un parasite à l'intérieur des tissus de la plante. Lorsque seules les possibilités d'absorption et de transport par le système circulatoire ont été mises en évidence, nous préférons conserver le mot anglo-saxon *Systémique*.

## II. — TECHNIQUES UTILISÉES.

### 1. — Recherche d'un organisme test in vitro.

Les substances sont d'abord étudiées *in vitro* dans le but de trouver un organisme test à croissance rapide, non sensible aux extraits de plante et très sensible à la substance étudiée.

Pour cela on utilise la méthode des confettis (rondelles standard de 9 mm de diamètre) sur milieu gélosé à base de pomme de terre <sup>(1)</sup>, avec la série suivante : *Bacillus subtilis*, Levure sp. n° 5, *Ustilago Zeae*, *Xanthomonas phaseoli*, *Streptomyces griseus*, *Colletotrichum Lindemuthianum* et *Xanthomonas campestris*. Ces organismes, ou leurs spores, sont coulés dans le milieu. On dépose alors des confettis trempés dans les solutions à tester à des concentrations de 50 à 500 µg/ml. Après une incubation à 25° pendant des durées variables selon la souche (de 24 h à 3 ou 4 jours) on mesure les zones d'inhibition autour de la rondelle.

### 2. — Étude de l'absorption par les racines en milieu liquide.

La substance est étudiée sur plusieurs espèces de plantes : Concombre, Haricot, Fève, Maïs, Tomato, et Avoine.

Les graines de Concombre ou d'Avoine, non désinfectées, sont mises à germer sur papier buvard humide dans une boîte de Pétri.

Pour le Haricot, la Fève et le Maïs, les graines doivent être préalablement désinfectées par trempage dans une solution de bichlorure de mercure à 1 p. 1 000 pendant 5 à 10 minutes, puis lavées à l'eau courante avant d'être mises sur papier buvard.

Les graines de Tomato sont semées sur terreau.

Dès que les racines de Concombre, Haricot, Fève ou Maïs, atteignent 15-20 mm, on place chaque plantule dans un panier perforé et on trempe les racines dans un flacon d'Erlenmeyer (80 ou 100 cc), entouré d'un papier noir pour éviter le développement des Algues et contenant le milieu liquide de HAGLAND et ARNON (1948).

Les plantules de Tomato sont placées de la même façon en flacon, après lavage des racines à l'eau courante, dès qu'elles ont atteint le stade 3 feuilles.

Pour obtenir le milieu de HAGLAND et ARNON, on prépare d'abord dans l'eau permutée trois solutions :

1° Une solution mère concentrée :

Nitrate de calcium .....	656 mg/l
Nitrate de potassium .....	606 mg/l
Phosphate monoammoniacal .....	115 mg/l
Sulfate de magnésium .....	240 mg/l

(1) Pomme de terre : 200 g. — Saccharose : 20 g. — Gélose : 20 g. — Eau du robinet : 1 000 ml.



## 2° Une solution d'oligo-éléments :

Acide borique .....	1 750 mg/l
Sulfate de manganèse.....	1 750 mg/l
Sulfate de zinc.....	1 750 mg/l
Sulfate de cuivre.....	350 mg/l

## 3° Une solution de sulfate ferrique à 1 750 mg/l.

Puis on dilue 10 fois la solution mère dans laquelle on ajoute 0,5 cc/l de la solution d'oligo-éléments et 1 cc/l de la solution ferrique.

Ce milieu nutritif convient très bien toute l'année aux diverses espèces de plantes tests utilisées.

On le renouvelle dans le flacon tous les 2-3 jours.

La substance à étudier est incorporée au milieu à des concentrations variables de façon à déterminer la concentration maximum sup-

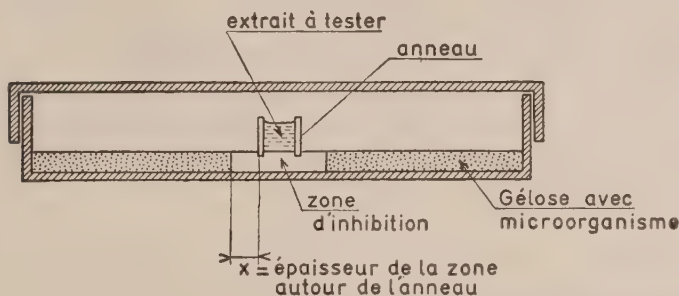


FIG. 1. — Méthode par extrait de jus de la plante.

portée par la plante. On la laisse au contact des racines pendant 4 ou 8 jours.

Au bout de ces laps de temps, on note la phytotoxicité et on recherche l'activité de la substance dans la tige ou les feuilles.

Pour noter la phytotoxicité, on a établi une échelle arbitraire de 1 à 5 selon l'intensité croissante des symptômes, la note 5 correspondant à un flétrissement général.

Pour voir si la substance a été absorbée par les racines et transportée dans les organes aériens, on utilise soit la *méthode des découpages*, soit la *méthode d'extraction du jus* de la plante.

La première méthode dérive de celle utilisée par PRAMER (1953). On découpe des fragments de tiges et de feuilles à différents endroits. Ces fragments sont trempés pendant quelques secondes dans l'alcool à 90°, puis flambés ; ils sont ensuite placés en boîte de Pétri sur milieu gélosé ensemencé par l'organisme test précédemment sélectionné. Après incubation, on note les zones d'activité dont l'intensité est appréciée de 0 (aucune activité) à +++ (forte activité) (fig. 4).

Dans la seconde méthode, on réalise un extrait brut de la substance

active à partir des organes aériens. Ceux-ci sont broyés au mortier. On recueille le jus exprimé et on le dessèche à 70°-80° en étuve. L'extrait sec est repris avec 1 ou 2 cc d'eau distillée. Après filtration, le liquide est mis dans un anneau de 6 mm de diamètre, sur une surface gélosée ensemencée par l'organisme test. On mesure ensuite l'activité par l'épaisseur de la zone d'inhibition autour de l'anneau (fig. 1).

Pour certaines substances ayant donné de bons résultats par cette méthode, on a étudié leur persistance. Après la durée d'absorption (4 à 8 jours), les plantes ont été mises dans la solution nutritive ne contenant pas la substance étudiée. Périodiquement, on a noté à nouveau la phytotoxicité éventuelle et l'action systémique.

### 3. — Étude de la circulation dans les organes aériens.

Pour éviter l'action sélective des racines, on a étudié, dans certains cas, le transport possible dans les vaisseaux en utilisant la technique des

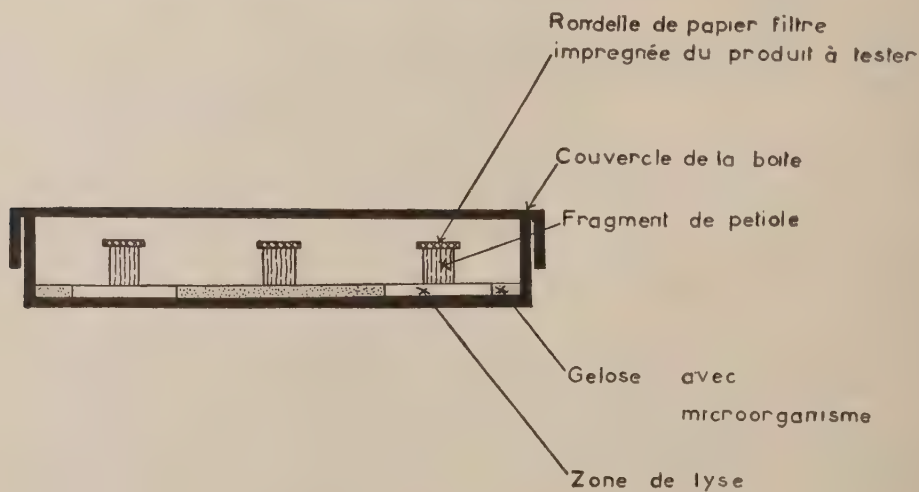


FIG. 2. — Méthode des fragments de pétiole avec rondelle de papier filtre.

tiges coupées. On sectionne alors la plantule au niveau du collet et on trempe la base de la tige dans le milieu nutritif, puis on opère comme dans le cas précédent.

D'autre part, on a fait quelques essais avec la technique décrite par VAN RAALTE (1952). Des fragments de pétiole de diverses plantes sont posés perpendiculairement en boîte de Pétri sur un milieu gélosé ensemencé par un organisme sensible à la substance étudiée. On imprègne des rondelles de papier filtre avec le produit à tester par trempage dans des solutions à concentrations connues. Chaque rondelle est ensuite posée à

l'extrémité supérieure du fragment de pétiole. Après incubation, on note le diamètre de la zone de lyse ou d'inhibition sous le fragment, à la surface de la gélose (fig. 2).

Une variante de cette méthode consiste à tremper une extrémité du pétiole dans un anneau placé sur le couvercle de la boîte de Pétri renversée, et contenant une solution de la substance à tester. (fig. 3).

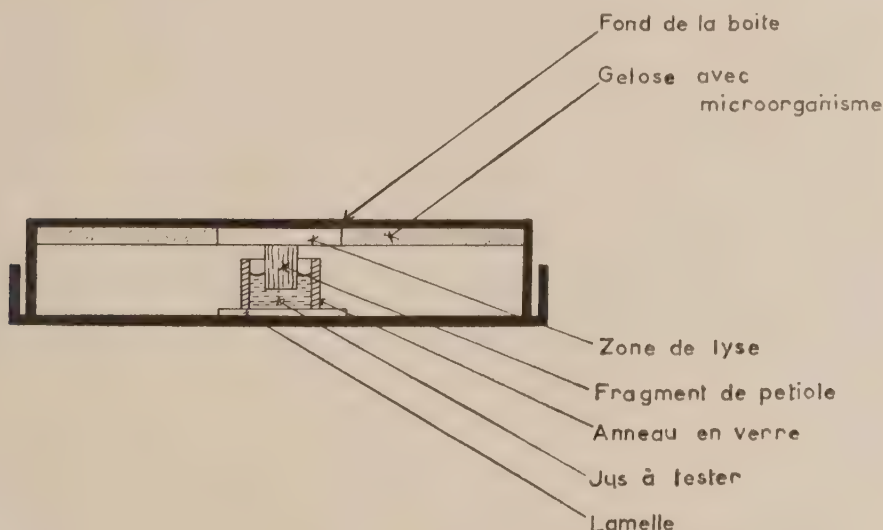


FIG. 3. — Méthode des fragments de pétiole avec anneau.

Ces dernières méthodes montrent la possibilité pour les substances, de circuler dans les vaisseaux mais renseignent mal sur l'ensemble de l'action systémique.

### III. — RÉSULTATS OBTENUS.

Les résultats obtenus sont condensés dans les tableaux suivants :

I. — Test par la méthode des fragments de pétiole.

II. — Activité systémique et phytotoxicité de quelques substances antibiotiques. Test par la méthode des découpages.

III. — Activité systémique de produits organiques de synthèse. Test par la méthode des découpages.

IV. — Action systémique de quelques substances antibiotiques ou organiques de synthèse.

Test par mesure de l'activité de l'extrait de jus de la plante.

TABLEAU I. — *Test par la méthode des fragments de pétiole.*  
*(Témoin = rondelle appliquée directement sur le milieu gélosé.)*

Substances	Concentration de la substance en µg/ml	Organisme test	Origine des fragments	Zone d'inhibition (diam. en mm)
Actidione .....	100	Levure sp. L5.	Haricot. Tomate. Pomme de terre. Témoin.	16 20 19 40
Aurômycine .....	500	Bacillus subtilis.	Haricot. Tomate. Pomme de terre. Témoin.	9 2 6 28
	100	Bacillus subtilis.	Haricot. Tomate. Pomme de terre. Témoin.	3 0 3 20
Bacitracine .....	500	Bacillus subtilis.	Haricot. Tomate. Pomme de terre. Concombre. Témoin.	0 0 0 0 0
Chloramphenicol .....	500	Bacillus subtilis.	Concombre. Tomate. Pomme de terre. Fève. Haricot. Témoin.	3 6 3 6 7 23
Érythromycine .....	100	Bacillus subtilis.	Concombre. Tomate. Pomme de terre. Fève. Haricot. Témoin.	6 3 2 6 9 22



Érythromycine (thiocyanate) .....	100	Bacillus subtilis.	Concombre. Tomate. Pomme de terre. Fève.	1 1 2 3 7 23
Néomycine .....	100	Bacillus subtilis.	Haricot. Tomate. Pomme de terre. Concombre. Témoïn.	2 1 3 0 6
Pénicilline et ses sels.....	100	Bacillus subtilis.	Haricot. Tomate. Pomme de terre. Concombre. Témoïn.	Boîtes complètement inhibées
Spiramycine (sulfate) .....	100	Bacillus subtilis.	Haricot. Tomate. Pomme de terre. Témoïn.	3 1 2 6
Streptomycine .....	100	Bacillus subtilis.	Haricot. Tomate. Pomme de terre. Concombre. Fève. Témoïn.	0 0 0 0 2 9
Tétramycine .....	500	Bacillus subtilis.	Concombre. Tomate. Pomme de terre. Fève. Haricot. Témoïn.	0 0 0 0 0 8
Tétracycline .....	200	Bacillus subtilis.	Haricot. Tomate. Pomme de terre. Concombre. Témoïn.	2 2 1 0 14
Trichothécine .....	25	Levure sp. L5.	Concombre. Tomate. Pomme de terre. Fève. Haricot. Témoïn.	2 3 7 6 2 9

TABLEAU II. — *Activité systémique et phytotoxicité de quelques substances antibiotiques. Test : méthode des découpages.*

Substances	Concentration de la substance en µg/ml	Organisme tests	Plantes absorption par racines (r.) ou tiges coupées (t.)	Activité des fragments d'organes aériens				Phytotoxicité	
				4 <sup>e</sup> jour		8 <sup>e</sup> jour		4 <sup>e</sup> jour	8 <sup>e</sup> jour
				tiges	feuilles	tiges	feuilles		
Actidione .....	25	Levure sp L5.	Concombre (r.).			+++	++	3	5
			Haricot (t.).			+++	++	3	5
			Haricot (r.).			+++	++	1	3
	10	Levure sp L5.	Mais (r.).			+++	0	2	3
			Concombre (r.).			+++	++	2	4
			Haricot (t.).			+++	++	2	4
	5	Levure sp L5.	Concombre (r.).			+++	++	2	4
			Mais (r.).			+++	++	3	4
			Haricot (r.).			0	0	0	0
	2	Levure sp L5.	Haricot (t.).			++	0	0	0
			Haricot (r.).			++	0	0	0
			Fève (r.).			0	0	0	0
	0,5	Levure sp L5.	Concombre (r.).			++	0	0	0
			Mais (r.).			++	0	0	0
			Haricot (r.).			++	0	0	0
			Haricot (t.).			++	0	0	0
			Fève (r.).			0	0	0	0
			Concombre (r.).			0	0	0	0
Auréomycine .....	500	Bacillus subtilis.	Mais (r.).	+	+			0	
			Fève (r.).	+	+			4	
			Haricot (r.).	++	+			2	
	200	Bacillus subtilis.	Concombre (r.).	+	+	+++	0	0	1
			Haricot (t.).	+	+	+++	++	0	2
			Haricot (r.).	+	+	+	+	0	0
Bacitracine .....	100	"	Mais (r.).	++	0	0	0	0	0
	50	"	Concombre (r.).	++	0	0	0	0	0
			Concombre (r.).	++	0	0	0	0	0
	200	Bacillus subtilis.	Concombre (r.).	0	0			5	
	100	"	Concombre (r.).	0	0			3	
	50	"	Concombre (r.).	0	0			2	

Chloramphénicol .....	500 200	Bacillus subtilis. »	Concombre (r.), Concombre (r.), Haricot (t.), Haricot (t.), Maïs (r.), Fève (r.), Concombre (r.), Fève (r.), Concombre (r.).	++ +++  ++ ++ ++ ++ ++ ?	++ ++  ++ ++ ++ ++ ++ o	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ +	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ +	o o o o o o o o o	5 4 0 1 0 4
Érythromycine .....	200 100	Bacillus subtilis. »	Tomate (r.), Concombre (r.), Maïs (r.), Haricot (t.), Haricot (r.).	++ ++  ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++  ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	o 2 o o o	
Thiocyanate d'érythromycine .....	100	Bacillus subtilis.	Concombre (r.), Haricot (t.), Haricot (r.), Maïs (r.).	++ ++ o ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	o o o o	
Framycétine (sulfate) ....	500 200	Bacillus subtilis. Bacillus subtilis.	Concombre (r.), Haricot (t.), Haricot (r.), Maïs (r.), Concombre (r.), Haricot (t.).	++ ++ o ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	o 2 1 o o 1 1 o	
Néomycine .....	500 100	Bacillus subtilis. Bacillus subtilis.	Concombre (r.), Haricot (t.), Haricot (r.), Maïs (r.), Fève (r.), Concombre (r.), Haricot (t.).	++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	3 4 1 o o o 2 3 o	
Pénicillines : Pénicilline G .....	100	Bacillus subtilis.	Concombre (r.), Haricot (t.), Haricot (r.), Maïs (r.).	++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	o o o o o	

TABLEAU II. — (*suite*)

Substances	Concentration de la substance en $\mu\text{g/ml}$	Organisme tests	Plantes absorption par racines (r.) ou tiges coupées (t.)	Activité des fragments d'organes aériens				Phytotoxicité	
				4 <sup>e</sup> jour		8 <sup>e</sup> jour		4 <sup>e</sup> jour	8 <sup>e</sup> jour
				tiges	feuilles	tiges	feuilles		
Pénicillinate de triéthylamine .....	100	Bacillus subtilis.	Concombre (r.). Haricot (t.). Haricot (r.). Maïs (r.).			o ++ ++ o	o ++ ++ o	o o o o	
Pénicillinate de Na .....	100	Bacillus subtilis.	Concombre (r.). Haricot (t.). Haricot (r.). Maïs (r.).			++ ++ ++ ++ o	o ++ ++ ++ o	o o o o	
Pénicillinate de K .....	100	Bacillus subtilis.	Concombre (r.). Haricot (t.). Haricot (r.). Maïs (r.).			++ ++ ++ ++	o ++ ++ o	o o o o	
Pénicillinate de benzydrilamine .....	100	Bacillus subtilis.	Concombre (r.). Haricot (t.). Haricot (r.). Maïs (r.).			? ++ ++ ++ o	++ ++ ++ o	o o o o	1 o o o
Pénicillinate de quinine ..	100	Bacillus subtilis.	Concombre (r.). Haricot (t.). Haricot (r.). Maïs (r.).			o ++ ++ o	o ++ ++ o	o o o o	1 o o o



Spiramycine (sulfate) .....	1 000	Bacillus subtilis.	Concombre (r.). Haricot (r.). Haricot (r.). Maïs (r.). Concombre (r.). Haricot (r.). Concombre (r.).	+++ +++ ++ ++ ++ ++ ++	+++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	+++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	+++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	0 2 0 0 0 0 0	1 3 0 1 0 0 0
Streptomycine (sulfate de dihydro) .....	100	Bacillus subtilis.	Concombre (r.). Haricot (r.). Haricot (r.). Maïs (r.). Fève (r.). Concombre (r.).	+++ +++ +++ +++ +++ +++	+++ +++ +++ +++ +++ +++	+++ +++ +++ +++ +++ +++	+++ +++ +++ +++ +++ +++	0 0 0 0 0 0	0 0 0 0 0 0
Terramycine .....	500	Bacillus subtilis.	Haricot (r.). Tomate (r.). Concombre (r.). Concombre (r.). Concombre (r.).	++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++	0 0 0 0 0	0 0
Tétracycline .....	500	Bacillus subtilis.	Haricot (r.). Fève (r.). Concombre (r.). Haricot (r.). Haricot (r.). Maïs (r.).	+++ +++ +++ +++ +++ +++	+++ +++ +++ +++ +++ +++	+++ +++ +++ +++ +++ +++	+++ +++ +++ +++ +++ +++	3 3 0 0 0 0	0 0 0 0 0
Trichothécine .....	25	Levure L5.	Concombre (r.). Haricot (r.). Haricot (r.). Maïs (r.). Fève (r.). Concombre (r.). Haricot (r.). Concombre (r.). Haricot (r.).	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	3 3 0 0 0 0	5 5 3 3 2
	10	Levure L5.							5
	5	Levure L5.							0

TABLEAU III. — *Activité systématique de produits organiques de synthèse. Test : méthode des découpages.*

Produits	Concentration en µg/ml	Organisme test	Plantes absorption par racines (r.) ou tiges coupées (t.)	Activité des fragments d'organes aériens				Phytotoxicité	
				après 8 jours d'absorption		27 jours après l'absorption		au 8 <sup>e</sup> jour après d'absorp. l'absorp.	27 jours après l'absorp.
				tiges	feuilles	tiges	feuilles		
Nitrate de phényl mercure.	100	Levure L5.	Concombre (r.).	++	++			5	3
			Haricot (t.).	++	++			2	2
			Haricot (r.).	++	+			2	5
			Maïs (r.).	++	+			3	5
			Fève (r.).	++	++		++	4	4
	50	Levure L5.	Concombre (r.).	++	+			4	
			Haricot (t.).	++	+			2	
			Haricot (r.).	++	+				
			Maïs (r.).	+	+			4	
			Fève.	+	+			1	
Benzoate de Hg .....	100	S. griseus.	Concombre (r.).	+	+			2	
			Maïs (r.).	+	+			0	
			Haricot (r.).	+	+			1	
			Fève (r.).	++	+		+	0	0
			Concombre (r.).	++	+		++	0	0
	50	S. griseus.	Maïs (r.).	+	+		+	0	0
			Haricot (r.).	+	+		+	0	0
			Fève (r.).	+	+		+	0	0
			Concombre (r.).	+	+		+	0	0
Cyanure de Hg .....	100	S. griseus.	Concombre (r.).	++	+			2	
			Maïs (r.).	++	+			0	
			Haricot (r.).	+	+			0	
			Fève (r.).	++	+		+	1	
			Concombre (r.).	+	+		+	0	0
	25	"	Maïs (r.).	+	+		+	0	0
			Haricot (r.).	+	+		+	0	0
			Fève (r.).	+	+		+	0	0
			Concombre (r.).	+	+		+	0	0

Lactate de phényl mercu- triéthanol ammonium ..	1 000	B. subtilis.	Haricot (r.).	++	++	5	
Hydroxyquinoléinate de cuivre .....	500	Levure.	Fève (r.). Haricot (r.). Tomate.	o o +	o o +		
Chlorhydrate d'oxyquino- léine .....	250	Levure.	Fève (r.). Haricot (r.). Tomate (r.).	o o +	o o +		
Disulfure de tétraméthyl- thiuram .....	250	Ustilago Zeae.	Concombre (r.). Maïs (r.).	+	+	1	
	50	Ustilago Zeae.	Haricot (r.). Fève (r.). Concombre (r.). Maïs (r.). Haricot (r.). Fève (r.).	++ ++ + o ++ ++ ++	++ ++ o ++ ++ ++	1 1 o o o o o o	
Diméthylthiocarbamate de sodium .....	100	B. subtilis.	Haricot (r.). Fève (r.). Maïs (r.). Tomate (r.).	++ ++ o +	++ ++ o o	o o o o o	
Hydroquinone .....	500	B. subtilis.	Concombre (r.). Haricot (r.). Maïs (r.). Fève (r.).	++ ++ o o	++ ++ o o	5 2 2 2 2	
Sulfamerazine .....	500	B. subtilis.	Concombre (r.). Haricot (r.). Fève (r.).	++ ++ o	++ ++ o	o o o	

TABLEAU IV. — Action systématique de quelques substances antibiotiques ou organiques de synthèse.  
Test : mesure de l'activité de l'extrait de jus de la plante.

Produits	Concentration en µg/ml	Organisme test	Plante (absorption par racines)	Activité de l'extrait d'organes aériens après 8 jours d'absorption épaisseur de la zone en mm autour de l'Anneau	Phytotoxicité après 8 jours d'absorption
Auréomycine .....	250	B. subtilis.	Haricot.	5	1
Bactracine .....	200	S. griseus.	Avoine.	6	0
Chloramphénicol .....	200	B. subtilis.	Avoine.	5	0
Érythronycine (thiocyanate) .....	200	B. subtilis.	Haricot.	15	0
Framycétine .....	500	B. subtilis.	Haricot.	5	2
Néomycine .....	200	B. subtilis.	Haricot.	6	0
Pénicillinate de K .....	200	B. subtilis.	Haricot.	11	0
Pénicillinate de Na .....	200	B. subtilis.	Haricot.	15	0
Pénicillinate de benzyldrilamine .....	100	» »	Haricot.	14	0
Pénicillinate de quinine .....	200	B. subtilis.	Haricot.	9	0
Pénicillinate de procaine .....	100	B. subtilis.	Haricot.	5	0
Streptomycine .....	200	B. subtilis.	Haricot.	6	0
Streptomycine .....	200	B. subtilis.	Haricot.	9	0
Streptomycine .....	200	B. subtilis.	Haricot.	4	0
Témoins .....		B. subtilis et S. griseus.	Haricot et Avoine.	0	
Hydroxyquinoléinate de cuivre (en pro- duit colloïdal) .....	360	B. subtilis.	Avoine.	3	0
7 iodo 8 oxyquinoléine .....	250	B. subtilis.	Avoine.	5	1
5 sulfonate de Na .....	250	B. subtilis.	Tomate.	3	2
7 iodo 8 oxyquinoléine .....	250	B. subtilis.	Avoine.	6	
5 sulfonique .....	250	B. subtilis.	Tomate.	0	
Témoins .....		B. subtilis.	Avoine et Tomate.	0	



#### IV. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

La technique des fragments de pétiole a permis seulement d'apprécier les possibilités de circulation, surtout par capillarité, des substances dans les vaisseaux (tableau I).

Par les autres techniques, les actions systémiques par absorption racinaire ont été mises en évidence. Les résultats obtenus par la méthode du découpage, ou par celle de l'extrait de jus des organes aériens sont très voisins.

##### I. — SUBSTANCES ANTIBIOTIQUES

###### **Actidione.**

Aux concentrations égales ou supérieures à 10  $\mu\text{g/ml}$ , l'actidione s'est montré systémique, mais aussi très phytotoxique.

Le Maïs semble être particulièrement sensible à l'action toxique de cette substance.

A 2  $\mu\text{g/ml}$ , on a trouvé une activité dans les tiges de Concombre et de Haricot au 8<sup>e</sup> jour sur des plantes d'aspect normal.

Cette substance circule bien dans les fragments de pétiole.

###### **Auréomycine.**

L'action systémique de l'auréomycine a été mise en évidence en 1951 par BLANCHARD et DILLER sur *Phaseolus lunatus*. Ces auteurs ont trouvé une faible activité dans les organes aériens de plantules cultivées dans une solution nutritive additionnée de 1 000  $\mu\text{g/ml}$  de la substance antibiotique.

KRASILNIKOV (1952) a signalé une action systémique sur Blé, Pois, Trèfle, et Maïs.

Par contre, PRAMER (1953) a obtenu des résultats négatifs dans le cas du Concombre.

Dans nos essais, l'auréomycine a été bien absorbée par les racines de Fève, Haricot et Maïs, dans une solution à 500  $\mu\text{g/ml}$ , et une activité nette a été mise en évidence dans les organes aériens. Mais à cette dose des signes de phytotoxicité ont été notés sur les deux premières plantes. Le Maïs a mieux supporté la substance.

L'action systémique a été très nette à 200  $\mu\text{g/ml}$  dans le cas de la tige coupée du Haricot.

A 100  $\mu\text{g/ml}$  et 50  $\mu\text{g/ml}$ , on a trouvé pour le Concombre une activité nette dans la racine, légère dans la tige, mais nulle dans les feuilles.

### Bacitracine.

Cette substance est très toxique pour le Concombre à la concentration de 50  $\mu\text{g/ml}$  et au-dessus. Les techniques utilisées n'ont pas permis de mettre en évidence une activité dans les tiges ou les feuilles de Concombre après trempage des racines dans une solution de l'antibiotique. Par la méthode du pétiole, les résultats ont aussi été négatifs.

Ces échecs résultent peut-être de la mauvaise diffusion de la substance dans la gélose. L'activité devrait être recherchée par une autre méthode.

### Chloramphenicol.

PRAMER (1953, 1954), CROWDY et PRAMER (1955), CROWDY (1957), ont signalé que le chloramphenicol pouvait être absorbé par les racines de plantules de Concombre, de Fève et de Tomate, et remonter dans les organes aériens.

L'action systémique a été très nette dans nos essais sur le Concombre, le Maïs, la Fève, le Haricot et l'Avoine par absorption racinaire, ou dans le cas de tiges coupées de Haricot.

A 100  $\mu\text{g/ml}$ , on n'a pas constaté de phytotoxicité après une absorption de 4 jours mais le Concombre s'est montré sensible au 8<sup>e</sup> jour.

A 200  $\mu\text{g/ml}$ , le Concombre, les tiges coupées de Haricot et dans une moindre mesure le Maïs, ont présenté des signes plus ou moins graves d'intoxication. L'Avoine s'est mieux comportée.

La substance passe facilement à travers les pétioles.

### Erythromycine et thiocyanate d'érythromycine.

L'érythromycine et son thiocyanate traversent bien les pétioles. Ces deux substances sont très bien absorbées par les tiges coupées du Haricot et donnent une activité très nette aux feuilles (test du *Bacillus subtilis*).

A 200  $\mu\text{g/ml}$  ou 100  $\mu\text{g/ml}$ , l'action systémique est très nette dans le cas de plantules de Tomate, de Concombre ou de Haricot après absorption racinaire. La technique de l'extrait de jus des organes aériens met particulièrement en évidence ce fait chez le Haricot. L'activité est plus faible chez le Maïs.

Ces substances semblent être peu phytotoxiques au début, mais dans une expérience, elles ont causé des dégâts aux plantes entre le 8<sup>e</sup> et le 21<sup>e</sup> jour.

Dans l'ensemble leur action est assez voisine de celle du chloramphenicol.

**Framycétine (sulfate).**

Cette substance, produite par la souche *Streptomyces T 59*, a une action systémique nette chez le Concombre et le Haricot, faible chez le Maïs, à 500 µg/ml ou 200 µg/ml, mais au 8<sup>e</sup> jour et par la suite, des signes de phytotoxicité peuvent se manifester.

**Néomycine.**

La néomycine a montré une bonne action systémique chez le Concombre et le Haricot, mais nulle chez le Maïs, à la dose de 500 µg/ml. Mais elle est toxique pour le Concombre à 100 µg/ml. Le Haricot la supporte mieux puisque, dans un essai, des plantes ont absorbé par leurs racines la substance pendant 8 jours dans une solution à 500 µg/ml ; des quantités notables se sont accumulées dans les feuilles et, 21 jours plus tard, l'activité a encore été retrouvée dans celles-ci ; les plantes ont eu cependant une croissance ralentie.

**Pénicilline.**

L'action systémique de la pénicilline est moins connue que celle de la streptomycine. Cependant WINTER et WILLEKE (1951) ont retrouvé cette substance dans les feuilles du Cresson. KRASILNIKOV (1952) a obtenu des résultats positifs chez le Blé, le Pois, le Trèfle, le Maïs et le Cotonnier. CHARLES (1953) a signalé que la pénicilline montait plus vite que la streptomycine dans les pétioles de *Prunus laurocerasus*. Par contre, PRAMER (1955) a montré que la pénicilline n'était pratiquement pas absorbée par les cellules de l'Algue *Nitella clavata*, contrairement à la streptomycine et au chloramphenicol.

Dans nos essais l'action systémique de la pénicilline a été très nette chez le Haricot, par absorption racinaire dans une solution à 100 µg/ml. Par contre, l'action a été faible ou nulle chez le Concombre et le Maïs.

Les différentes pénicillines étudiées : pénicilline G, penicillinate de triéthylamine, penicillinate de Na, pénicillinate de K, penicillinate de benzydrilamine, penicillinate de quinine, ont donné des résultats très voisins.

La phytotoxicité de ces substances est faible.

Elles traversent très facilement les pétioles.

**Spiramicine (sulfate) : Sequamycine.**

Le sulfate de spiramycine a montré une bonne action systémique chez le Haricot, le Concombre, et le Maïs, par absorption racinaire dans

un milieu nutritif contenant la substance à des doses comprises entre 100 et 1 000  $\mu\text{g/ml}$ .

L'activité rappelle celle de la streptomycine ; cependant les doses doivent être plus élevées et la persistance dans les feuilles est moins bonne (21 jours après l'absorption la quantité retrouvée était faible).

Cette substance est peu phytotoxique.

### **Streptomycine (sulfate de dihydro).**

La streptomycine est l'antibiotique le plus étudié au point de vue systémique. Cette action a été mise en évidence pour la première fois par ANDERSON et NIENOW (1947). Elle a été ensuite principalement étudiée par MITCHELL, ZAUMEYER et PRESTON (1952, 1954), par PRAMER (1953, 1954) et par CROWDY (1957).

Dans nos essais, le sulfate de dihydrostreptomycine a manifesté une bonne activité systémique, se retrouvant presque intégralement 21 jours après l'absorption racinaire, chez le Concombre, le Maïs, la Fève et le Haricot. Quelques signes de toxicité ont été notés sur le Maïs et la Fève, au bout de ce laps de temps.

Nous avons étudié l'absorption par les racines et le transport dans les organes aériens en fonction de la température et de l'humidité chez le Concombre. Au laboratoire, à la température de 20°C et à 40-45 p. 100 d'humidité, pour des plantules cultivées en milieu liquide, dans lequel on a introduit 50  $\mu\text{g/ml}$  de streptomycine à un moment donné, l'activité a été trouvée 2 heures après le début de l'absorption au niveau du collet, à la 6<sup>e</sup> heure dans la tige à la hauteur des cotylédons, en 24 heures dans le bourgeon terminal, et en 48 heures répartie dans les feuilles du sommet.

En serre, à la température moyenne de 18° ( $\pm 4^\circ$ ) et un état hygrométrique de 100, le premier signe d'activité a été décelé en 10 heures ; en 42 heures, on a retrouvé une activité seulement égale à celle obtenue en 10 heures au laboratoire.

Ces résultats montrent que la transpiration joue un rôle important sur l'intensité de l'action systémique.

La streptomycine traverse mal les pétioles.

### **Terramycine.**

KRASILNIKOV (1952) a obtenu des résultats positifs avec cette substance chez le Blé, le Pois, le Trèfle et le Maïs, négatifs chez le Concombre. PRAMER (1953) n'a pas constaté non plus d'absorption racinaire chez cette dernière plante.

Nous avons mis en évidence une action systémique assez nette chez



le Haricot et la Tomate, avec bonne accumulation en 8 jours chez la Tomate, sans signe de phytotoxicité.

Le Concombre nous a donné des résultats négatifs.

### **Tétracycline.**

ROBINSON et STARKEY (1954) ont fait absorber de l'oxytétracycline par des boutures de Chrysanthème ; cependant l'action systémique était moins bonne que pour la streptomycine et la substance était phytotoxique à partir de 300  $\mu\text{g/ml}$ .

Nous avons noté une forte activité systémique chez la Fève et le Haricot, par absorption racinaire dans une solution à 500  $\mu\text{g/ml}$ , mais avec des signes d'intoxication au 4<sup>e</sup> jour. A 200  $\mu\text{g/ml}$ , l'action était bonne au 8<sup>e</sup> jour, sans phytotoxicité, dans le cas de tiges coupées de Haricot. A cette dose, par absorption racinaire, on a trouvé une activité dans la tige, mais non dans les feuilles, chez le Haricot et le Concombre. Les résultats ont été négatifs chez le Maïs.

La substance traverse faiblement les fragments de pétioles de Haricot, de Tomate et de Pomme de terre.

### **Trichothécine.**

La trichothécine passe très bien dans les fragments de pétiole de Concombre, de Tomate, de Pomme de terre, de Fève et de Haricot.

Par absorption racinaire à 25  $\mu\text{g/ml}$ , l'action systémique a été très nette chez le Haricot, plus faible chez la Fève et le Concombre, nulle chez le Maïs. Mais à cette dose la substance est fortement phytotoxique.

L'action toxique se manifeste chez le Concombre à des doses plus faibles 10 et 5  $\mu\text{g/ml}$ . Par contre à ces concentrations, le Haricot ne présente aucun trouble le 8<sup>e</sup> jour, tandis que l'activité systémique est décelable.

## **II. — PRODUITS ORGANIQUES DE SYNTHÈSE**

Parmi de nombreux produits organiques de synthèse testés par les mêmes méthodes quelques-uns ont manifesté une certaine action systémique.

### **Produits organo-mercuriques.**

Le nitrate de phenyl mercure absorbé par les racines de Concombre, Haricot, Maïs ou Fève, dans une solution de 100  $\mu\text{g/ml}$ , confère aux tiges et aux feuilles de ces plantes, une activité très nette. Mais ce produit est fortement phytotoxique, même à des doses plus faibles : 50 ou 25  $\mu\text{g/ml}$ .

Le benzoate de mercure, le cyanure de mercure et le lactate de phényl mercuritriethanol ammonium, peuvent aussi être absorbés par les racines et communiquer une légère activité aux organes aériens de diverses plantes. A 50  $\mu\text{g/ml}$ , le benzoate de mercure, et le cyanure de mercure sont peu phytotoxiques.

### Dérivés de la quinoléine.

L'hydroxyquinoléinate de cuivre à 500  $\mu\text{g/ml}$ , chez la Tomate, le 7 iodo-8 oxyquinoléine 5 sulfonate de Na à 250  $\mu\text{g/ml}$  chez la Tomate et l'Avoine, le 7 iodo-8 oxyquinoléine 5 sulfamique chez l'Avoine, ont manifesté une légère action systémique par absorption racinaire.

### Autres produits.

Le disulfure de tétraméthylthiuram a montré une activité systémique nette chez le Maïs, le Haricot, la Fève par absorption racinaire dans une solution à 250  $\mu\text{g/ml}$  et même 50  $\mu\text{g/ml}$ , faible ou nulle chez le Concombre. La substance est peu phytotoxique.

Le diméthyldithiocarbamate de Na est faiblement systémique chez le Haricot, la Fève et l'Avoine à 100  $\mu\text{g/ml}$  et non toxique.

L'hydroquinone peut être absorbée par le Concombre et le Haricot, mais à 500  $\mu\text{g/ml}$ , elle intoxique les plantes.

Enfin, la sulfamerazine a donné des résultats positifs nets dans le cas du Concombre et du Haricot à la concentration de 500  $\mu\text{g/ml}$ .

### CONCLUSIONS.

De nombreuses substances antibiotiques ou organiques de synthèse peuvent être absorbées par les racines des plantes et communiquer une activité fongicide ou bactéricide aux organes aériens de ces derniers.

L'action systémique dépend non seulement de la substance utilisée et de sa concentration, mais aussi de la plante test et du milieu (température et humidité).

Parmi les substances antibiotiques expérimentées : l'actidione, l'auromycine, le chloramphenicol, l'érythromycine et son thiocyanate, le sulfate de framycétine, la néomycine, les pénicillines (pénicilline G, pénicillinate de triéthylamine, pénicillinate de Na, pénicillinate de K, pénicillinate de benzydrilamine, pénicillinate de quinine), le sulfate de spiramycine, le sulfate de dihydrostreptomycine, la terramycine, la tétracycline et la trichothécine, ont manifesté, à des degrés divers, des actions systémiques.

Mais certaines d'entre elles sont très phytotoxiques, notamment l'actidione, et la trichothécine.

Quelques produits organo-mercuriques peuvent aussi être absorbés par la plante. Ceci pose un problème de toxicologie dans le cas de la désinfection du sol par ces produits lorsque la culture qui fera suite sera destinée à être consommée en vert.

Des dérivés de la quinoléine ont une légère action systémique. On sait que certains d'entre eux ont été expérimentés autrefois comme endothérapiques contre un *Fusarium* de l'Œillet, et le *Ceratostomella Ulmi* de l'Orme (FRON, 1936, STODDARD et DIMOND 1946, 1951). Par ailleurs, nous avons mis en évidence récemment l'action curative partielle de l'hydroxyquinoléinate de cuivre dans le cas des Tavelures du Pommier et du Poirier (*Venturia inaequalis* et *Venturia pirina*) (DARPOUX et ARNOUX, 1957).

Le disulfure de tétraméthylthiuram, très utilisé pour désinfecter les semences, semble capable aussi d'agir par voie interne, au moins par absorption racinaire.

Il en est de même du diméthyldithiocarbamate de sodium et de la sulfamerazine.

Reçu pour publication le 20 avril 1958.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDERSON (N.), NIENOW (I.). — Effect of streptomycin on higher plants. *Phytopath.*, **37**, p. 1, 1947.
- CHARLES (A.). — Uptake of dyes into cut leaves. *Nature, Lond*, **171**, p. 435-436, 1953.
- BRIAN (P. W.), WRIGHT (J. M.), STUBBS (J.), WAY (A. M.). — Uptake of antibiotic metabolites of soil microorganisms by plants. *Nature, Lond*, **167**, p. 347-349, 1951.
- BRIAN (P. W.). — Antibiotics as systemic fungicides and bactericides. *Ann. Appl. Biol.*, **39** (3), p. 434-438, 1952.
- BLANCHARD (F. A.), DILLER (V. M.). — Uptake of aureomycin through the roots of *Phaseolus lunatus*. *Amer. Journ. Bot.*, **38**, p. 111-112, 1951.
- CROWDY (S. H.). — Techniques in the bioassay of systemic fungicides. *Ann. Appl. Biol.*, **39** (3), p. 432-434, 1952.
- CROWDY (S. H.), PRAMER (D.). — Movement of antibiotics in higher plants. *Chem. Ind.*, 1955, p. 160-162, 1955.
- CROWDY (S. H.), PRAMER (D.). — The occurrence of translocated antibiotics in expressed plant sap. *Ann. Bot., N. S.*, **19** (73), p. 79-86, 1955.
- CROWDY (S. H.), GARDNER (D.), GROVE (J. F.), PRAMER (D.). — The translocation of antibiotics in higher plants. I. Isolation of griseofulvin and chloramphenicol from plant tissue. *J. exp. Bot.*, **6**, p. 371, 1955.
- CROWDY (S. H.), JONES (D. R.). — Partition of sulphonamides in plant roots = a factor in their translocation. *Nature*, **178**, p. 1165-1167, 1956.
- CROWDY (S. H.), JONES (D. R.). — The translocation of sulphonamides in higher plants. I. Uptake and translocation in broad beans. *J. Exp. Bot.*, **7** (21), p. 335-346, 1956.

- CROWDY (S. H.). — The uptake and translocation of griseofulvin, streptomycin and chloramphenicol in plants. *Ann. Appl. Biol.*, **45** (1), p. 208-215, 1957.
- DARPOUX (H.), ARNOUX (M.). — Essais de produits à action curative contre les Tavelures du Poirier et du Pommier. *Phytiatrie-Phytopharmacie*, **6**, p. 9-13, 1957.
- FAWCETT (C. H.), SPENCER (D. M.), WAIN (R. L.). — Investigations on fungicides. I. Fungicidal and systemic fungicide activity in certain aryl-oxyalkane carboxylic acids. *Ann. appl. Biol.*, **43** (4), p. 553-568, 1955.
- FRON (G.). — La maladie de la Fusariose des Oëillets. *Rev. Path. veg. et Entom. ag.*, **23**, p. 130, 1936.
- HASSEBRAUK (K.). — Untersuchungen über die Einwirkung von Sulfonamiden und sulfonen auf Getreideroste. *Phytopath. Z.*, **17**, p. 384, 1951.
- HOAGLAND (D. R.), ARNON (D. I.). — The water culture method for growing plant without soil. *Univ. of Calif., Coll. of Agric., Exp. St.*, Berkeley, 1948.
- KRASILNIKOV (N. A.). — *Adv. Mod. Biol.*, Moscow, **33**, p. 321, 1952.
- KRASILNIKOV (N. A.). — Absorption et répartition dans la plante des antibiotiques introduits par voie extra-radriculaire. (R.). *Dok. Akad. Nauk SSSR*, **102**, p. 375-378, 1955.
- LIVINGSTONE (J.). — The control of leaf and stem rust of wheat with chemotherapeutants. *Phytopath.*, **43**, p. 496, 1953.
- MITCHELL (J. W.), ZAUMEYER (W. J.), ANDERSON (W. P.). — Translocation of streptomycin in bean plants and its effects on bacterial blight. *Science*, **115**, p. 114-115, 1952.
- MITCHELL (J. W.), ZAUMEYER (W. J.), PRESTON (W. H.). — Absorption and translocation of streptomycin by bean plants and its effects on the halo and common blight organisms. *Phytopath.*, **44**, p. 25-30, 1954.
- PRAMER (D.). — Observations on the uptake and translocation of five antimycete antibiotics by cucumber seedlings. *Ann. Appl. Biol.*, **40** (4), p. 617-622, 1953.
- PRAMER (D.). — The movement of chloramphenicol and streptomycin in broad bean and tomato plants. *Ann. Bot., Lond., N. S.*, **18** (72), p. 463-470, 1954.
- PRAMER (D.). — Absorption of antibiotics by plant cells. *Science*, **121**, p. 507-508, 1955.
- PRAMER (D.). — The translocation of antibiotics in higher plants. I. Isolation of griseofulvin and chloramphenicol from plant tissue. *J. Exp. Bot.*, **6**, n° 18, p. 371-383, 1955.
- PRAMER (D.), WRIGHT (J. M.). — Some phytotoxic effects of five actinomycete antibiotics. *Plant Dis. Repr.*, **39** (2), p. 118-119, 1955.
- RAALTE (M. H. van). — A test for the translocation of fungicide through plant tissues. *III<sup>e</sup> Congrès Int. Phytopharmacie*, Paris, 1952.
- ROBISON (R. S.), STARKEY (R. L.), DAVIDSON (O. W.). — Control of bacterial wilt of chrysanthemums with streptomycin. *Phytopath.*, **44**, p. 646-650, 1954.
- STODDARD (E. M.). — Soil applications of oxyquinolin benzoate for the control of foliage wilting in Elms caused by *Graphium ulmi*. *Phytopath.*, **36**, p. 682, 1946.
- STODDARD (E. M.). — Control of strawberry Red stele by chemotherapy. *Phytopath.*, **41**, p. 858, 1951.
- STODDARD (E. M.), DIMOND (A. E.). — The chemotherapeutic control of Fusarium wilt of carnations. *Phytopath.*, **41**, p. 337, 1951.
- WINTER (A. G.), WILLEKE (L.). — Untersuchungen über Antibiotika aus höheren Pflanzen und ihre Bedeutung für die Bodenmikrobiologie und Pflanzensoziologie. *Naturwissenschaften*, **38**, p. 262-264, 1951.





FIG. 4. — Action systémique de la streptomycine par absorption racinaire pour des quantités de 100-500 et 1 000  $\mu\text{g/ml}$  apportées au liquide de culture (*Méthode des découpages*).

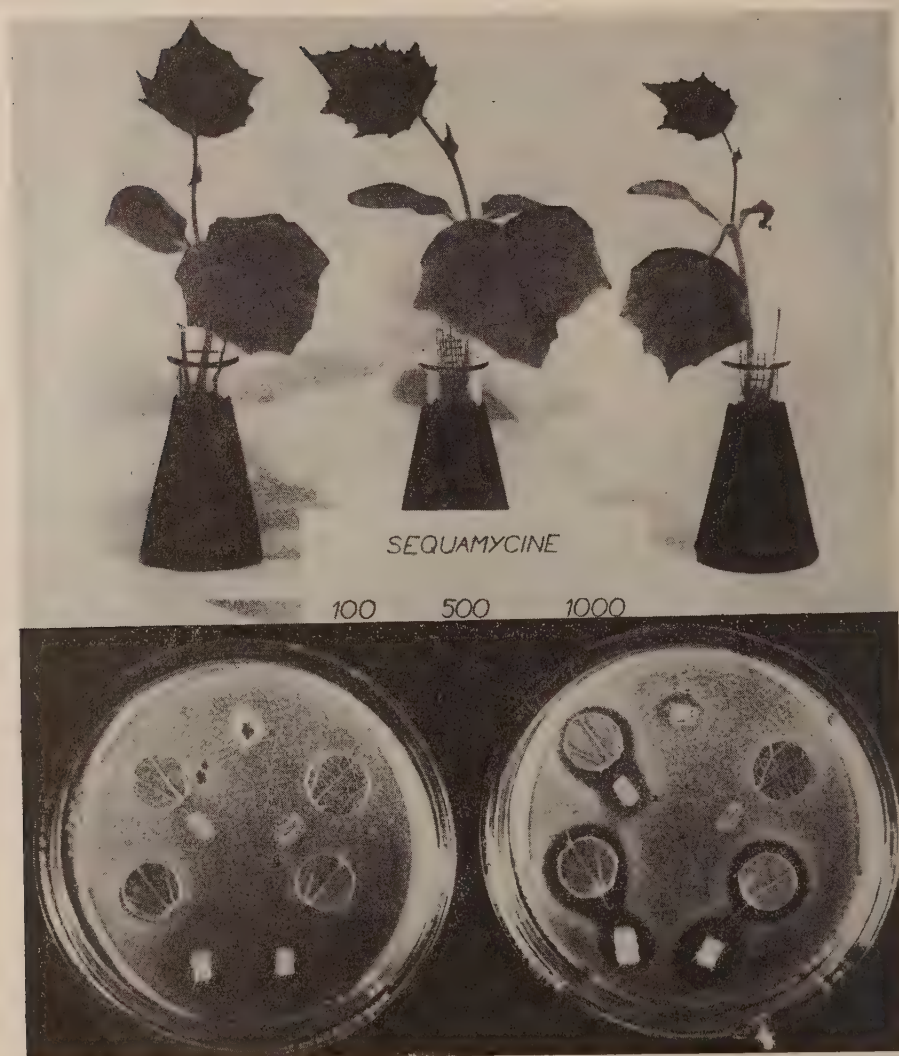


FIG. 5. — Action systémique de la sequamycine.



FIG. 6. — Action systémique de l'aureomycine.



FIG. 7. — Action systémique de la tétracycline.





FIG. 8. — Actions systémique et phytotoxique de la néomycine.



## OUVRAGES NOUVEAUX

---

### PROBLÈMES DES RÉGIONS TROPICALES HUMIDES

L'Unesco vient de faire paraître une publication consacrée à l'examen des problèmes des régions tropicales humides, qui couvrent 36 p. 100 de la surface de notre planète.

Intitulé *Problèmes des régions tropicales humides*, ce livre est publié dans le cadre des travaux de l'Unesco concernant les recherches scientifiques entreprises dans ces régions, où la nature semble défier à jamais toute civilisation industrielle. Les études publiées dans cet ouvrage portent sur trois grandes régions tropicales humides : l'Amazonie, les Caraïbes et certaines contrées du Sud-Est asiatique. On y trouve aussi des études consacrées à trois domaines particuliers : problèmes biologiques dans les régions tropicales humides d'Afrique, problèmes entomologiques en Asie du Sud-Est, et mise en valeur des ressources hydrauliques aux Philippines.

Le rapport sur la région amazonienne est dû au Dr Felisberto C. CAMARGO, Directeur du Service national des Études agronomiques de Rio-de-Janeiro. L'auteur propose la mise en œuvre d'un plan d'exploitation des plaines basses de l'estuaire de l'Amazone afin d'accroître la production agricole. Les expériences pratiquées selon la méthode préconisée par l'auteur ont permis de produire deux tonnes de riz par hectare dans les plaines basses.

Mais la région de l'Amazone importe encore des denrées alimentaires et n'exploite les terres et les forêts que pour l'extraction de matières premières. Les illusions que se font les habitants de cette région concernant l'exploitation des richesses des forêts sont un fléau beaucoup plus nuisible que la fièvre jaune, la maladie du sommeil, le paludisme et autres terribles maladies, écrit le Dr CAMARGO. « Obsédé par les perspectives de l'extraction, l'homme continue de se tourner vers les forêts productrices de caoutchouc et vers le cours supérieur des rivières. » Et pourtant, signale l'auteur, rien qu'autour de Bélem il existe un million d'hectares de plaines basses qui n'ont jamais été exploitées et dont la culture permettrait d'équilibrer l'économie de la région amazonienne.

Quant aux Caraïbes, le Dr Enrique BELTRAN, de l'Institut mexicain des Ressources naturelles, insiste sur la nécessité de pousser les recherches concernant les régions tropicales humides. Il écrit notamment : « Vers la moitié du siècle dernier divers facteurs ont commencé d'attirer l'attention des hommes sur les tropiques : en premier lieu, le développement spectaculaire de nations partiellement ou totalement tropicales comme l'Inde, l'Indonésie, le Mexique ou le Brésil ; en second lieu, la nouvelle structure économique du monde qui attache une importance particulière à des matières premières destinées à l'in-



dustrie telles que le caoutchouc, pour n'en citer qu'une, et en troisième lieu l'accroissement de la densité de la population dans les régions tempérées et la densité très inférieure dans les régions tropicales — tout ceci souligne l'importance de ces dernières pour l'avenir du monde. »

La recherche sur les problèmes tropicaux est peut-être plus urgente encore en Asie du Sud-Est, où la population augmente beaucoup. M<sup>me</sup> E. K. JANAKI AMMAL, du Laboratoire central de Botanique de l'Inde, lance un appel en faveur d'« un équilibre stable entre les cultures de rapport et la production de denrées alimentaires destinées à la consommation intérieure ».

« En moyenne, écrit-elle, 40 000 enfants naissent toutes les heures en Inde. La mortalité est aussi très élevée, ce qui n'empêche que la population indienne, qui compte 360 000 000 d'habitants, s'accroît de 11 millions par an. Ce taux extraordinaire d'accroissement de la population a exercé une influence énorme dans les régions forestières humides, car une partie de plus en plus importante de la terre est livrée à la charrue et de nombreuses forêts sont détruites. »

Le D<sup>r</sup> A. P. KAPUR, de l'Institut Zoologique de l'Inde, souligne l'importance de la recherche scientifique car, dit-il, l'homme est encore loin d'avoir gagné le combat qu'il livre contre les insectes. « Malheureusement, déclare l'auteur, par son ignorance ou par la force des circonstances, l'homme a créé de nouveaux problèmes en résolvant les anciens. Il est prouvé qu'au cours des dernières décades les pertes infligées par les insectes se sont accrues. »

Il cite parmi les facteurs responsables de cette situation le fait que les transports modernes contribuent à la dissémination des insectes, lesquels sont de plus en plus attirés par les réserves de nourriture constituées grâce à des méthodes modernes, et l'utilisation massive d'insecticides qui, en éliminant certains types d'insectes nuisibles, les a remplacés par d'autres types non moins nuisibles, mais peu répandus naguère.

« Problèmes des régions tropicales humides ». Maison de l'Unesco, 19, av. Kléber, Paris XVI.  
Prix : \$ 3, 15 ; 900 frs.

*Le Directeur-Gérant : B. LACLAVIÈRE.*

---

Imprimerie BUSSIÈRE à Saint-Amand (Cher), France. — 25-11-1958.

Dépôt légal : 4<sup>e</sup> trimestre 1958

N<sup>o</sup> d'impression : 145



# INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

7, rue Keppler, PARIS. Tél. : Kléber 23-04, 23-20, 23-21.

Directeur : H. FERRU

## Conseil Supérieur de la Recherche Agronomique

*Président*..... M. le Ministre de l'Agriculture.

*Vice-Président*..... M. le Professeur LEMOIGNE, membre de l'Institut.

## Comité Permanent de la Recherche Agronomique

*Président*..... M. le Professeur LEMOIGNE.

*Membres*..... MM. les Professeurs BRESSOU, TERROINE, LHÉRITIER.  
Le Directeur de l'Institut National de la Recherche Agronomique  
L'Inspecteur général de la Recherche Agronomique,  
Les Directeurs centraux de Recherches.

## Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : M. BUSTARRET, Inspecteur général de la Recherche Agronomique.

Série A. — *Agronomie* : M. BOISCHOT, Directeur de la Station centrale d'Agronomie.

Série B. — *Amélioration des plantes* : M. MAYER, Directeur de la Station centrale de Génétique et Amélioration des Plantes.

Série C. — *Epiphyties* : M. DARPOUX, Directeur de la Station centrale de Pathologie végétale,

M. TROUVELOT, Directeur de la Station centrale de Zoologie agricole,

M. VIEL, Directeur du Laboratoire de Phytopharmacie.

Série D. — *Zootchnie* : M. BUSTARRET, Inspecteur général de la Recherche agronomique,  
M. A.-M. LEROY, Professeur à l'Institut National Agronomique.

Série E. — *Technologie agricole* : M. FLANZY, Directeur de la Station centrale de Recherches de Technologie des produits végétaux,

M. MOCQUOT, Directeur de la Station centrale de Recherches de Technologie des produits animaux.

## ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :

149, rue de Grenelle.

### TARIF DES ABONNEMENTS

	FRANCE	ÉTRANGER	LE N°
<b>SÉRIE A. — AGRONOMIE</b>			
Abonnement annuel (8 livraisons) .....	4.700	5.100	650
<b>SÉRIE B. — AMÉLIORATION DES PLANTES</b>			
Abonnement annuel (4 livraisons) .....	2.300	2.700	650
<b>SÉRIE C. — ÉPIPHYTIES</b>			
Abonnement annuel (4 livraisons) .....	2.300	2.700	650
<b>SÉRIE C bis. — ABEILLE</b>			
Abonnement annuel (4 livraisons) .....	1.500	1.700	500
<b>SÉRIE D. — ZOOTECHNIE</b>			
Abonnement annuel (4 livraisons) .....	1.100	1.300	325
<b>SÉRIE E. — TECHNOLOGIE</b>			
Abonnement annuel (4 livraisons) .....	2.300	2.700	650
Chaque demande de changement d'adresse doit être accompagnée de 30 fr. en timbres-poste.			

Les abonnements sont reçus chez tous les libraires ainsi qu'au siège de l'Institut  
149, rue de Grenelle (régie des publications, C.C.P., PARIS, 9064-43).



## TABLE DES MATIÈRES

---

AUGIER DE MONTGREMIER (M <sup>lle</sup> H.). — Obtention de sérums polyvalents pour la détection des virus de la pomme de terre .....	245 X
COUTURIER (A.) et ROBERT (P.). — Recherches sur les migrations du Hanneton commun ( <i>Melolontha melolontha</i> L.).....	257
BONNEMAISON (L.). — Facteurs d'apparition des formes sexupares ou sexuées chez le Puceron cendré du Pommier ( <i>Sappaphis plantaginea</i> PASS.) .....	329
GUENNELON (G.) et FÉRON (M.). — La réceptivité des pêches aux attaques de <i>Ceratitis capitata</i> WIED dans la vallée du Rhône .....	355
ANGLADE (P.). — Influence de l'enfouissement des tiges de Maïs sur l'hivernation et la survie des chenilles endophytes ( <i>Pyrausta nubilalis</i> HUBN. et <i>Sesamia nonagrioides</i> LEF.).....	371
DARPOUX (H.), HALMOS (E.) et LEBLANC (R.). — Étude de l'action systémique de diverses substances, la plupart antibiotiques .....	387
CHRONIQUE DES LIVRES .....	415

---